FLORA

ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON

DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 27. BAND

DER GANZEN REIHE 127. BAND

2. HEFT

MIT 30 ABBILDUNGEN IM TEXT

Nachlaß von Prof. N. Malta

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1933

Flora. N. F. Band 27	Heft 2	S. 93–184. Jena, 12. 5. 1933

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
SCHWARTZ-KRAEPELIN, HANNA, Experimentell-morphologische Untersuchungen über die Wachstumspotenzen bei Rhizom- und Zwiebelpflanzen. Mit 10 Abbildungen im Text	93—118
BÜNNING, ERWIN, Weitere Untersuchungen über die Erregungsvorgänge bei seismonastischen Bewegungen. Mit 7 Abbildungen im Text	119—139
SCHULLE, HEINRICH, Zur Entwicklungsgeschichte von Thesium montanum Ehrh. Mit 13 Abbildungen im Text	140—184

Die „Flora" erscheint zwanglos in einzeln berechneten Heften. Manuskripte in deutscher Sprache, völlig druckfertig in Maschinenschrift, sind zu richten an Prof. Dr. O. Renner, Jena, Botanisches Institut.

Das Honorar beträgt 30 RM für den Druckbogen; Dissertationen werden nicht honoriert. Von jedem Beitrag werden 60 Sonderdrucke auf Wunsch unentgeltlich geliefert. Weitere Sonderdrucke werden zu den Selbstkosten berechnet.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

HANDWÖRTERBUCH DER NATURWISSENSCHAFTEN

ZWEITE AUFLAGE

Herausgegeben von

R. Dittler — Physiologie
G. Joos — Physik
E. Korschelt — Zoologie
G. Linck — Mineralogie, Geologie
F. Oltmanns — Botanik
K. Schaum — Chemie

Zehn Bände

Soeben erschien:

Band II

Blütenpflanzen — Dutrochet

Mit 974 Abbildungen im Text. VIII, 1172 Seiten
Rmk 54.—, in Halbleder geb. Rmk 61.—

Früher erschien:

Band I. **Abbau—Blut.** Mit 651 Abbildungen im Text. X, 1078 S. 1931
Rmk 48.—, in Halbleder geb. 56.—

Band VI. **Lacaze-Duthiers—Morison.** Mit 885 Abbildungen im Text. VIII, 1134 S. 1932
Rmk 54.—, in Halbleder geb. 61.—

Band VII. **Morphologie—Poisson.** Mit 1007 Abbildungen im Text. VIII, 1140 S. 1932
Rmk 54.—, in Halbleder geb. 61.—

Bd. III und VIII befinden sich im Druck.

Ausführlicher Prospekt mit systematischer Inhaltsübersicht kostenfrei.

Nachlaß von Prof. N. Malta
580

Experimentell-morphologische Untersuchungen über die Wachstumspotenzen bei Rhizom- und Zwiebelpflanzen.

Von **Hanna Schwartz-Kraepelin.**

Mit 10 Abbildungen im Text.

I. Einleitung.

Meine Untersuchungen schließen sich an die 1911 von Dostal mitgeteilten Versuche mit Circaea lutetiana an. Dostal prüfte Stecklinge aus verschiedenen Regionen der Pflanzen in Bezug auf ihre Neigung zu rhizomartigem Wachstum. Je nach der Herkunft der Stecklinge aus der basalen, mittleren oder apikalen Region der Mutterpflanze war das Verhalten bei der Regeneration ganz verschieden. Beginnend mit Stecklingen aus der basalen Region, ergab sich folgende Reihe:

1. Ausläufer mit kleinen Blättchen, horizontal bis abwärts gebogen, lange Internodien.
2. Ausläufer mit größeren grünen Blättern, horizontal bis aufwärts gebogen, kürzere Internodien als bei 1.
3. Blütensprosse, erst horizontal, dann aufwärts wachsend.
4. Orthotrope Blütensprosse.

Schmucker (1923) wiederholte Dostals Versuche in größerem Maßstabe, konnte zwar im allgemeinen dessen Resultate bestätigen, fand aber im einzelnen doch große Abweichungen.

Molisch (1916) hat die Erscheinung, daß Stecklinge aus verschiedenen Regionen der Mutterpflanze in der Kultur verschiedenes Verhalten zeigen, Topophysis genannt. Seeliger (1924) erweiterte diesen Begriff durch Berücksichtigung des Zeitpunktes, an dem der Steckling aus dem Verband der Mutterpflanze gelöst wurde (Cyklophysis).

Daß auch im Beginn des Blühens Unterschiede zwischen den Achseltrieben aus verschiedenen Teilen eines Sprosses bestehen, wurde von Goebel (1898) festgestellt. Er fand, daß die basalen Achselsprosse von Achimenes bei ihrer Isolierung länger bis zur Blütenbildung brauchten, als diejenigen von der Spitze der Pflanze.

Über das Zustandekommen der abweichenden Ausbildung der Achselsprosse und ihrer Beeinflussung liegen ebenfalls verschiedene Untersuchungen vor. Durch Goebel wurde zuerst auf den hemmenden Einfluß hingewiesen, den das Laubblatt auf seinen Achselsproß ausübt. Auch Dostal (1926) behandelte diese Frage und bekam in Versuchen mit Scrophularia nodosa bei dem Sproß eine größere Neigung, Speicherorgane zu bilden, dem das Tragblatt belassen worden war. Doposcheg-Uhlar (1911) versuchte durch verschiedene Kulturmethoden die Zwiebelbildung bei Stecklingen von Gesneraceen zu beeinflussen. Sproß- und auch Blattstecklinge in Nährlösung regenerierten stets Laubsprosse. Zwiebelknöllchen bildeten sich nach Behandlung mit einer aus solchen hergestellten Enzymlösung.

II. Fragestellung, Methodik und Versuchspflanzen.

Solange die Achselknospen sich noch im Zusammenhang mit der ganzen Pflanze befinden, unterliegen sie auch den korrelativen Einflüssen, die z. B. vom Hauptvegetationspunkt ausgehen. Will man sie zum Austreiben bringen, so ist es notwendig, die betreffenden Knoten mit angrenzenden Teilen der Internodien aus dem Zusammenhang zu lösen und als Stecklinge zu behandeln.

Die Grundlage zu meinen Untersuchungen bildete die Überlegung, daß drei Faktoren in erster Linie die Beschaffenheit eines Achselsprosses bestimmen werden:

1. Das Tragblatt und seine Stellung in einer bestimmten Region der Mutterpflanze,
2. der Zeitpunkt, an dem die Anlage gebildet wurde,
3. der Zeitpunkt, an dem sie sich weiterentwickelt.

Der Einfluß dieser drei Faktoren auf die Entwicklung der Achselsprosse sollte geprüft werden.

Außerdem wollte ich untersuchen, ob und in welcher Weise eine verschiedene Vorbehandlung von Speicherorganen, besonders der Knollen von Helianthus tuberosus, auf den Charakter der sich daraus entwickelnden Sprosse einwirkt.

Da es Dostal und Schmucker nicht gelungen war, ein völlig klares Bild über die Zustände innerhalb einer Pflanze mit Hilfe einzelner ausgewählter Stecklinge zu bekommen, arbeitete ich mit „Stecklingsreihen". Ich zerlegte die oberirdische Achse oder das Rhizom oder die Knolle in Stücke, die möglichst nur einen Knoten enthielten. Diese Stecklinge wurden von der Basis nach der Spitze der ursprünglichen Pflanze fortlaufend numeriert und bildeten dann eine Stecklingsreihe.

Auf diese Weise war es möglich, alle Glieder, die einen Sproß zusammensetzen, einzeln zu beobachten und ihr Verhalten zu ihrer ursprünglichen Stellung an der Pflanze in Beziehung zu setzen. Besonderer Wert mußte darauf gelegt werden, möglichst sämtliche Stecklinge einer Reihe am Leben zu erhalten. Wurden solche Stecklingsreihen zu verschiedenen Jahreszeiten angelegt, so ergab sich auch ein Einblick in die Veränderungen, die sich während einer Wachstumsperiode in den verschiedenen Abschnitten einer Pflanze abspielen.

Die Stecklinge wurden im Haus oder Kasten in eine Mischung von Torfmull und Sand gesteckt und später in Erde unter Glas oder im Freiland weiterkultiviert.

Obwohl meine Beobachtungen sich auf etwa 2500 Stecklinge erstrecken, können die Ergebnisse doch nur als ein Versuch bezeichnet werden, in dieses noch wenig bekannte Gebiet der Entwicklungsphysiologie einzudringen.

Dostal ließ von der Sproßachse des Stecklings über und unter dem Knoten ein Stück stehen. Die Blätter entfernte er nicht. Ich wählte die in der Gärtnerei allgemein übliche Methode, wobei der Steckling aus einem am basalen Ende liegenden Knoten und dem darüberliegenden Internodium besteht. Die Stecklinge hatten so natürlich verschiedene Länge. Die Internodienlänge wurde vor Versuchsbeginn gemessen und dann zu den Ergebnissen aus den Stecklingsreihen in Beziehung gebracht, um einen Einblick in eine etwa vorhandene Wirkung der Länge eines Sproßachsenstückes auf die daran befindlichen Seitensproßanlagen zu bekommen. Das Anwachsen der Stecklinge wird wesentlich erleichtert, wenn man die Blattspreiten entfernt und dadurch einen allzugroßen Wasserverlust der Stecklinge durch Transpiration verhindert. Das Anwachsen und das Austreiben der Achselsprosse wird auch dadurch erleichtert, daß bei Stecklingen mit basalem Knoten die Hemmung durch das Licht wegfällt. Ferner sammeln sich Reservestoffe weit mehr am basalen Ende eines Stecklings an, so daß man auch aus diesem Grunde mit einem größeren Prozentsatz sich weiterentwickelnder Stecklinge rechnen kann. Bei einigen Kontrollversuchen mit Stecklingen, die den Knoten am apikalen, dem Licht ausgesetzten Ende trugen, war dementsprechend der Ausfall durch Absterben wesentlich höher.

Als Versuchspflanzen benutzte ich hauptsächlich Helianthus tuberosus, Epilobium hirsutum, Scrophularia nodosa; daneben noch Physostegia virginiana, Circaea intermedia und Agropyrum repens. Am geeignetsten erwies sich Epilobium hirsutum, da die Pflanzen in ihrem Verhalten plastischer sind als die sproßknollenbildenden Helianthus

tuberosus und Scrophularia nodosa, sich außerdem auch leicht kultivieren lassen.

Die Stecklingsreihen wurden in Abständen von 2 bis 4 Wochen durchgesehen. Dabei zeigte sich, daß sich die Wachstumserscheinungen zwischen zwei Extremen bewegen: entweder bildeten sich aufrechte kräftig bewurzelte Laubsprosse aus den Anlagen oder sie entwickelten sich zu typischen Speicherorganen. Diese beiden entgegengesetzt gerichteten Potenzen habe ich als „Triebkraft" und als „Speicherkraft" bezeichnet. Sie beruhen letzten Endes vermutlich auf bestimmten Zusammensetzungen der Nährstoffe in dem betreffenden Abschnitt der Pflanze, vielleicht auch auf dem Vorhandensein spezifischer Stoffe.

Bei der Durchsicht der Stecklingsreihen kam es darauf an, die Verteilung und Intensität von Triebkraft und Speicherkraft bei den einzelnen Stecklingen festzustellen. Dabei ergaben sich insoferne Schwierigkeiten, als eine objektive Feststellung der auf einer Vielheit von Einzelmerkmalen beruhenden Potenzen unmöglich ist. Es blieb nichts anderes übrig, als bei jeder Durchsicht die Stecklinge einer jeden Reihe nach ihrer Triebkraft bzw. Speicherkraft abzuschätzen, entsprechend anzuordnen und mit Wertzahlen zu versehen. Trägt man die Nummern der Stecklinge auf der Abszisse, die gefundenen Wertzahlen auf der Ordinate ein, so lassen sich die Ergebnisse kurvenmäßig darstellen und leichter miteinander vergleichen. Zu beachten ist allerdings, daß die Ordinaten-Einheit willkürlich ist und bei jeder Durchsicht erneut festgesetzt werden muß. Ein Vergleich von Kurven, die bei zeitlich verschiedenen Durchsichten aufgenommen wurden, ist also fast ausschließlich auf den Charakter der Kurve (z. B. Zahl und Lage der Maxima) beschränkt. Nur in einigen Fällen wurde besonders darauf geachtet, die Ordinaten-Einheit stets möglich gleich zu wählen, so daß auch verschiedene Kurven in ihrem Abstand von der Abszisse miteinander verglichen werden konnten (Fig. 2, 5).

Für die Triebkraft sind namentlich maßgebend Zahl, Wachstumsrichtung und Größe der gebildeten Sprosse, Größe und Farbe der Blätter, Wurzelbildung. Die Speicherkraft ist in ihren Äußerungen je nach der Art der Pflanze außerordentlich mannigfaltig. Neben den Symptomen der ausgesprochenen Speicherung (Knollen- und Rhizombildung) treten Rhizom- und Ausläuferbildung, plagiotroper Wuchs von Laubsprossen, Krümmungs- und Roll-Erscheinungen an Blättern auf. Die Bewertung so verschiedener Merkmale ist besonders schwierig. Ich ging so vor, daß ich z. B. für einen Steckling, der ein unterirdisches Rhizom gebildet hatte, eine höhere Wertzahl annahm als für einen anderen, der

einen oberirdischen Ausläufer besaß. Ebenso wurde etwa die plagiotrope Krümmung eines Laubsprosses geringer bewertet als die Ausbildung einer Knolle.

Kontrolldurchsichten, die nur wenige Tage auseinanderlagen, ergaben im Kurvenbild eine gute Übereinstimmung und zeigten damit an, daß die Methode der Wertzahlen, so roh sie erscheinen mag, brauchbar ist.

III. Das Verhalten der untersuchten Arten.

Im folgenden werden die Beobachtungen über den Sproßaufbau der einzelnen Arten und die Ergebnisse der Stecklingsreihen aus Sprossen und Rhizomen beschrieben. Ferner soll versucht werden, an Hand des mitgeteilten Materials einen Einblick in die in den einzelnen Teilen der Ausgangspflanze herrschenden Zustände zu gewinnen.

1. Epilobium hirsutum.

a) Sproßaufbau.

Bei den Sprossen, die ich zu Stecklingsreihen verarbeitete, wurden die Internodienlängen vorher gemessen. Es fand sich eine Verringerung oder nur schwaches Ansteigen der Länge beim 2. bis 3. Internodium, dann ein langsames Zunehmen bis zum Maximum, das etwa beim 8. Internodium lag, und schließlich wieder ein schwaches Absinken der Längen.

Die Blätter sind gegenständig, waren jedoch beim 2. bis 5. Knoten der Sprosse aus Rhizomstecklingen sehr oft gegeneinander verschoben. Die Verschiebung trat bei den einzelnen Blattpaaren in verschiedener Häufigkeit auf; sie fand sich:

beim	ersten	Blattpaar:	2 mal
„	zweiten	„	4 „
„	dritten	„	18 „
„	vierten	„	6 „
„	fünften	„	7 „

Die Rhizome entwickeln im Herbst aus ihrer Endknospe eine Rosette von unbehaarten Primärblättern und zahlreichen Wurzeln. In diesem Zustand überwintern sie. Neben unterirdischen Rhizomen finden sich auch Ausläufer. Beide sind durch Übergänge miteinander verbunden, es kann z. B. ein Ausläufer mit seiner Spitze in den Boden eindringen und als Rhizom weiterwachsen. Anthozyan findet sich besonders in den Ausläufern, seltener auch in Laubsprossen.

b) Stecklingsreihen aus Rhizomen.

Die Rhizome wurden am 10. März vorsichtig aus dem Boden genommen und zu Stecklingsreihen verarbeitet. Bei der ersten Durchsicht, am 27. März, wurde die Länge der an jedem Rhizomknoten fast immer aus beiden Anlagen treibenden Achselsprosse gemessen, ebenso der Winkel, den sie mit der Rhizomachse bildeten. Dabei fiel auf, daß schon beim ersten Austreiben in der Größe des Winkels zwischen austreibender Knospe und Stecklingsachse die spätere Natur des jungen Sprosses zum Ausdruck kommt. Waren beide Winkel gleich oder annähernd gleich, dann entwickelten sich beide Achselsprosse des Knotens zu steil aufrechten oder plagiotrop geneigten Laubsprossen. War dagegen der Unterschied zwischen beiden Winkeln groß [1]), so wurde meist der eine Sproß zu einem Laubsproß, der andere — mit dem größeren Winkel — zu einem Rhizom, was bei etwa 58 % der Stecklinge der Fall war. Nachdem die Pflanzen eingetopft eine Zeitlang im kalten Kasten weitergezogen und abgehärtet waren, pflanzte ich sie am 12. Mai im Freiland aus. Nach dem Aussetzen war bei den meisten Pflanzen ein mehr oder minder starkes Abwärtsbiegen der Spitze bemerkbar; nur die Spitzenstecklinge blieben orthotrop. Gleichzeitig trat überall Anthozyanfärbung auf. Ganz allmählich glich sich die Krümmung wieder aus; nur die untersten Stecklinge (1—3) behielten den von Anfang an ausgeprägten horizontalen Wuchs noch länger bei (vgl. W. u. H. Schwartz 1928). Nach einiger Zeit trieben, wohl auf eine Hemmung der Spitzenknospe hin, bei allen Stecklingen Seitensprosse aus. Dabei zeigte sich, namentlich bei den Spitzenstecklingen, eine ausgesprochene Förderung einer Längshälfte, d. h. zweier um 90° voneinanderliegender Blattreihen. Die Wurzeln konnten, da ja die Pflanzen in Töpfen vorgezogen waren, nur geringfügig verletzt worden sein. Ich nehme an, daß vielleicht die tieferen Nachttemperaturen neben der stärkeren Belichtung diese Reaktion veranlaßt haben. Auch das etwas verfrühte Antreiben wird von Bedeutung gewesen sein. Es kann sich hierbei um eine Steigerung in der Menge gelöster Assimilate handeln.

Eine ähnliche Erscheinung beobachtete ich bei der (nicht rhizombildenden) Oenothera Drumondi. Auch hier war der Hauptsproß plagiotrop; es hatten sich eine große Anzahl Seitensprosse entwickelt, wohl als Folge einer starken Hemmung des Spitzentriebes. Die Beschreibungen der Pflanze weichen voneinander ab, indem sie von einigen Autoren als aufsteigend, von den meisten als niederliegend bezeichnet und auf Grund dieses Merkmals von Oe. speciosa abgetrennt wird. Es ist sehr gut möglich, daß man diese Pflanze durch bestimmte Kulturmethoden in der Art ihres Wuchses beeinflussen kann.

1) Die Differenz zwischen beiden Winkeln betrug bis zu 70°.

Die Unterschiede in der Triebkraft, die anfangs zwischen den einzelnen Stecklingen bestehen, gleichen sich im Lauf der Entwicklung immer mehr aus. Dagegen lassen die Rhizome, die später an diesen Stecklingspflanzen entstehen, verschiedene stark voneinander abweichende Typen erkennen. Die Rhizome sind entweder dünn und ziemlich lang, oder kurz, dick und brüchig, oder sie verlaufen zum Teil als oberirdische Ausläufer, die sich im weiteren Wachstumsverlauf in Rhizome umwandeln oder zu orthotropen Laubsprossen werden. Bei den Pflanzen der zweiten und dritten Gruppe tritt horizontaler oder abwärts gerichteter rhizomartiger Wuchs auch an den Achseltrieben der ersten drei bis vier über dem Boden liegenden Knoten der Mutterpflanze auf. Vermutlich bestehen auch hier bestimmte Gesetzmäßigkeiten, welche sich auf den Ursprung des Stecklings zurückführen lassen.

Die Internodienlängen der Rhizome, die zu Stecklingsreihen verwendet wurden, hatte ich bei Epilobium hirsutum nicht gemessen. Es mögen daher Feststellungen an einer anderen Pflanze hier eingeschaltet werden. Obwohl zunächst eine Beziehung zwischen der Länge des Rhizomstückes und den sich daran entwickelnden Trieben unwahrscheinlich war, da die Unterschiede in der Dicke viel bedeutsamer schienen, konnte doch für Circaea intermedia ein Zusammenhang nachgewiesen werden. In 14 Reihen war bei der Durchsicht die Summe der Länge der pro Steckling entwickelten Achselsprosse 10mal bei dem Steckling am größten, welcher das längste Internodienstück besaß, einmal war es der in der Reihe nächsthöhere und einmal der nächstniedere Steckling. In zwei Fällen hatte die Kurve der Internodienlängen zwei Höhepunkte, und das stärkste Längenwachstum der Sprosse lag hier bei der zweiten Zacke. Bei der zweiten Durchsicht war die Entwicklung verändert; die anfangs geförderten Sprosse waren langsamer weitergewachsen und hatten ihren Vorsprung vor den anderen verloren.

Es war bei Circaea intermedia auffallend, daß die Rhizomstückchen vom apikalen Ende her ganz verschieden stark eintrockneten, und zwar die dickeren bedeutend weniger als die dünneren. Die dickeren Internodien sind in der Regel kürzer als die dünneren und liegen mehr der Spitze zu, während die längeren und dünneren mehr am basalen Teil zu finden sind. Es könnte demnach das stärkere Wachsen der Achselsprosse am Anfang etwa auf einem höheren Wassergehalt der Rhizomstücke beruhen. Da erst an der Basis der Seitensprosse Wurzeln entstehen, so ist der Sproß anfangs auf die Reserven des Achselstückes angewiesen. Späterhin wird die sicher größere Assimilatenspeicherung in den dickeren Rhizomstücken die daran entstandenen Sprosse fördern.

c) Stecklingsreihen aus Sproßachsen.

Triebkraft der Sproßstecklinge. Unter den einzelnen Stecklingen einer Reihe sind der zweite und dritte am wenigsten entwicklungsfähig. Es sei daran erinnert, daß sich hier bei der Ausgangspflanze häufig eine Verringerung der Internodienlänge zeigte und auch meist das kürzeste ausgewachsene Internodium lag. Ob etwa dadurch

den Achselanlagen eine zu geringe Menge an Baustoffen zur Verfügung steht oder die Ursache anderweitig zu suchen ist, bleibt zu entscheiden. Da häufig eine gewisse Beziehung zwischen Internodienlänge und Triebkraft zu bestehen scheint, so wäre eine solche direkte Beeinflussung durch die Quantität der Reservestoffe neben anderen Einflüssen recht wahrscheinlich. Die Durchschnittskurve für die Stecklingsreihen, die ich am 15. Juli ansetzte, zeigt zwei Maxima. Sie liegen beim achten und zehnten Steckling (Fig. 1 a). Aus der Septemberkurve (Fig. 1 b) geht hervor, daß der unterste Steckling besser anwächst als im Juli. Es ist im Gegensatz zur Julikurve ein mehr apikal liegendes Maximum beim 13. Steckling vorhanden, dem ein kleiner Höhepunkt beim 9. Steckling vorausgeht. Setzt man dagegen die Lage der Maxima in der Reihe zur Gesamtzahl der Internodien in Beziehung[1]), so ergibt sich keine eindeutige Verschiebung gegen die Spitze der Pflanze.

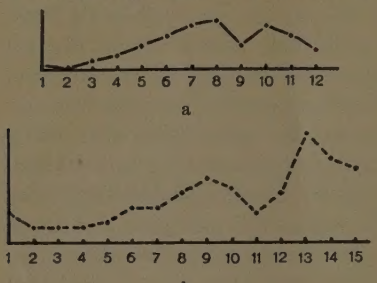


Fig. 1. Epilobium hirsutum. Verteilung der Triebkraft in den Sproßstecklingsreihen vom 15. VII. (a) und 3. IX. (b).

Die Spitzenstecklinge verhalten sich in beiden Serien in bezug auf das Anwachsen recht verschieden (Tab. 1).

Tab. 1. **Epilobium hirsutum.** Verhalten der Spitzenstecklinge

	Stecklingsreihen vom	
	15. VII. tot : lebend	3. IX. tot : lebend
1. Durchsicht...	12 : 2	4 : 8
2. Durchsicht...	14 : 0	6 : 6

Auch die Triebkraft-Kurven zeigen deutlich, daß bei den Julireihen mit einer Durchschnittszahl von zwölf Stecklingen der Spitzensteckling mit einem Tiefpunkt der Gesamtentwicklung zusammenfällt. In den Septemberreihen mit durchschnittlich 13,5 Stecklingen liegt dagegen im Bereich des 13. Stecklings gerade das Maximum.

Die Lebensfähigkeit der Stecklinge ist im September bereits erheblich gesunken (Tab. 2): bei den im September angelegten Reihen sterben 13% mehr ab als in den Julireihen.

1) Vgl. S. 102.

Tab. 2. **Epilobium hirsutum.** Lebensfähigkeit der Stecklinge.

Reihen vom	Gesamtzahl der Stecklinge	4—6 Wochen nach Versuchsbeginn abgestorben
15. VII.	162	44 = 27%
5. IX.	97	39 = 40%

Speicherkraft der Sproßstecklinge. Als Symptome der Speicherkraft traten bei Epilobium neben Rhizom- und Ausläuferbildung plagiotroper Wuchs von Laubsprossen (vgl. auch S. 96), Bildung kurzer und gestauchter Internodien, Abwärtskrümmung und Verdickung von Blättern auf. Häufig treiben Beiknospen zu Rhizomen aus. Bei Lysimachia vulgaris wurde früher dieselbe Erscheinung beobachtet, z. B. bei Kultur im belichteten Wasserbehälter (1928). So entsteht auch bei Epilobium-Stecklingen, die nur eine Sproßanlage besitzen, nach einiger Zeit ein rhizomartiger Beisproß. Auch Schmucker (1923) weist auf die bevorzugte Rolle der Beiknospen bei der Rhizombildung hin. Die epinastische Krümmung der Blätter, die mit einem schwachen Einrollen der Spreite verbunden sein kann, ist stets bei einer plötzlichen Stauung zu bemerken, wie sie z. B. das Entfernen der Rhizome bedingt. Verdickung des Blattgrundes findet sich, wenn man ein Rhizom möglichst frühzeitig austreiben läßt, die junge Pflanze nach einiger Zeit entspitzt und in der Folge die entstehenden Seitensprosse entfernt. Rosettenbildung, wie sie normal am Anfang der Wachstumsperiode vorkommt, kann auch am Laubsproß auftreten und beruht offenbar auf einer Anhäufung von Assimilaten, da ich sie auch bei Pflanzen beobachtete, von denen ich die jungen Rhizome entfernt hatte.

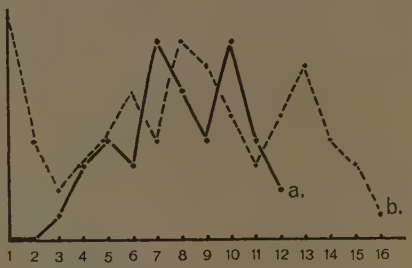


Fig. 2. Epilobium hirsutum. Verteilung der Speicherkraft in den Sproßstecklingsreihen vom 15. VII. (a) und 3. IX. (b).

Die Bewertung der einzelnen Stecklinge in der in Abschnitt II beschriebenen Weise ergab für die Juli-Serie eine dreigipflige Kurve mit deutlichen Maxima beim siebenten und zehnten Steckling und einer kleinen Zacke beim fünften Steckling (Fig. 2). In der Septemberkurve finden sich drei entsprechende Höhepunkte, nur sind sie etwas nach

dem apikalen Ende verschoben, so daß sie jetzt beim sechsten, achten und dreizehnten Steckling liegen. Neu ist ein viertes starkes Maximum beim untersten Steckling, was besonders auffällig ist, da in den Julireihen bei diesem Steckling nie eine Speicherung stattgefunden hatte. Bei so starken zeitlichen Unterschieden in den einzelnen Abschnitten der Pflanze ist es verständlich, daß die Versuche Dostals und Schmukkers widersprechende Ergebnisse lieferten.

Versucht man die Zonen besonders ausgeprägter Speicherung unabhängig von der Zunahme der Internodienzahl in beiden Monaten miteinander zu vergleichen, indem man die betreffenden Punkte der Kurven in Bruchteilen der Internodienzahl (= Stecklingszahl der Reihe) darstellt[1]) und auf gleichen Nenner bringt, so ergibt sich für die Septemberserie an Stelle der scheinbaren apikalen Verschiebung eine tatsächliche Verlagerung gegen die Basis der Pflanze. Mit dieser Tendenz stimmt das Auftreten eines neuen Maximums beim untersten Steckling überein.

Außerdem läßt sich auch mit fortschreitender Jahreszeit eine Zunahme der speichernden Stecklinge um 13 % nachweisen (Tab. 3).

Tab. 3. **Epilobium hirsutum.** Zahl der Sproßstecklinge mit Speicherungssymptomen in den Juli- und Septemberreihen.

Reihen vom	Gesamtzahl der Stecklinge	Stecklinge mit Anzeichen von Speicherung
15. VII.	97	36 = 37 %
2. IX.	162	80 = 50 %

Interessant ist es, mit dieser Zahl diejenige für das Absterben der Stecklinge zu vergleichen. Auch hier haben wir eine Zunahme im September um 13 %, so daß die Vermutung nahe liegt, daß der Tod der Stecklinge auf eine zu große Hemmung der Sproßanlagen durch einen Überschuß an Assimilaten zurückzuführen ist, ebenso wie bei den basalen Stecklingen der Rhizomreihen.

2. Scrophularia nodosa.

a) Sproßaufbau.

Die Internodienlängen zeigen, abgesehen von dem schon für Epilobium hirsutum erwähnten Knick beim zweiten bis dritten Steckling, der hier wiederkehrt, ein ziemlich regelmäßiges, etwas wellenförmiges Ansteigen und meist einen mehr oder weniger großen Abfall vor dem

1) In diesem Fall also $^5/_{12}$, $^7/_{12}$ und $^{10}/_{12}$ bzw. $^6/_{16}$, $^8/_{16}$ und $^{13}/_{16}$.

Blütenstand. Die Blattstellung ist dekussiert bis auf die Blütenregion, wo sie in eine wechselständige übergeht. Dieses Verhalten ist auch bei anderen Pflanzen sehr häufig. Die schon von Dostal beobachtete einseitige Förderung der Blätter tritt nur oder zum mindesten besonders scharf zu tage, wenn man die jungen einjährigen Seitenrhizome frühzeitig von dem Hauptrhizom trennt und austreiben läßt. Im Freien konnte ich keine oder kaum Unterschiede bemerken.

b) Stecklingsreihen aus Sproßachsen.

Triebkraft. Die Ergebnisse aus den Sproßstecklingsreihen zeigten überall starke Übereinstimmung mit denen von Epilobium hirsutum. Wie bei dieser Pflanze sind im allgemeinen der zweite und dritte Steckling am wenigsten entwicklungsfähig; auch besteht häufig der gleiche Zusammenhang mit den Internodienlängen. Der mit wechselständigen Blättern versehene Blütenstand wurde nicht zerschnitten, sondern als Ganzes gesteckt, und ist in den Reihen nicht vollständig eingetragen. Die Durchschnittskurve für Juli ergab wie bei Epilobium hirsutum zwei Höhepunkte, und zwar lagen diese beim sechsten und achten Steckling. Die Septemberkurve zeigt nur ein beim neunten Steckling liegendes Maximum und eine Erhöhung der Triebkraft des untersten Stecklings.

Die Lebensfähigkeit nimmt vom Juli bis zum September nur in geringem Maße ab (Tab. 4).

Tab. 4. **Scrophularia nodosa.** Lebensfähigkeit der Stecklinge.

Reihen vom	Gesamtzahl der Stecklinge	4—6 Wochen nach Versuchsbeginn abgestorben
14. VII.	154	31 = 20%
2. IX.	130	26 = 22%

Der Spitzensteckling ist ebenso wie bei Epilobium hirsutum starken Schwankungen in bezug auf seine Weiterentwicklung unterworfen (Tab. 5).

Tab. 5. **Scrophularia nodosa.** Verhalten der Spitzenstecklinge.

	Stecklingsreihen vom	
	14. VII. tot : lebend	2. IX. tot : lebend
1. Durchsicht...	7 : 15	9 : 3
2. Durchsicht...	9 : 13	10 : 2

Speicherkraft der Sproßstecklinge. Vergleicht man die Durchschnittskurven für Juli und September, so zeigt sich, wie bei Epilobium, eine starke Speicherung im untersten Steckling der Septemberreihen. Im übrigen läßt sich die Frage nach dem Vorhandensein einer basalen Verschiebung nicht sicher entscheiden, da in meinen Versuchen der ausgedehnte Blütenstand der Scrophularia als Ganzes behandelt war, wodurch eine Anzahl von Stecklingen wegfiel.

Fig. 3. Scrophularia nodosa. Sproßstecklingsreihe VI (Knoten apikal) vom 14. VII. Steckling 1, 3—10 phot. am 19. XII. Hauptachse der Stecklinge verdickt, besonders bei 4—10. Die Achselsprosse sind zu Laubsprossen ausgetrieben, die z. T. verdickte rhizomartige Seitensprosse gebildet haben. Bei 1 ist ein solcher Rhizomsproß vermutlich aus einer Beiknospe hervorgegangen.

Die Zunahme der Speicherung gegen den Herbst ist nur gering (Tab. 6); auch die Lebensfähigkeit der Stecklinge nahm nur unerheblich ab.

Fig. 4. Scrophularia nodosa. Sproßstecklingsreihe II (Knoten basal) vom 14. VII. Steckling 2—9, phot. am 19. XII. Die Hauptachse ist bei den meisten Stecklingen vollständig abgestorben. Speicherung in den basalen Abschnitten der Seitenachsen.

Die Symptome der Speicherung bestanden bei Scr. nodosa besonders in einer starken basalen Verdickung der Hauptachse des Stecklings (Fig. 3), ferner — wie bei Epilobium — in der Verdickung und im plagiotropen, rhizomartigen Austreiben seitlicher Anlagen (Fig. 4).

Tab. 6. **Scrophularia nodosa.** Zahl der Sproßstecklinge mit Speicherungssymptomen in den Juli- und Septemberreihen.

Reihen vom	Gesamtzahl der Stecklinge	Stecklinge mit Anzeichen von Speicherung
14. VII.	128	76 = 59%
2. IX.	98	60 = 61%

III. Helianthus tuberosus.

a) Sproßaufbau.

Das Längenwachstum der Internodien verläuft nach Feststellungen im Juli folgendermaßen: Die größte Länge wird zwischen dem ersten bis vierten Internodium erreicht, das Minimum liegt etwa zwischen dem 11.—20. Internodium, während die später ausgebildeten Internodien (bis 40 im ganzen) wieder länger sind. Die Blattstellung ist völlig uneinheitlich. Es treten Scheinwirtel mit zwei oder drei Blättern auf, oder die Blätter sind wechselständig, oder es ist an ein und derselben Pflanze bald die eine, bald die andere Stellung vorhanden. Im oberen Teil des Sprosses sind jedoch die Blätter niemals in Wirteln angeordnet. Die von vornherein mit dreizähligen Wirteln versehenen Pflanzen gehen in der Regel später zur wechselständigen Blattstellung über als diejenigen mit dekussierter Beblätterung.

Häufig war in der unregelmäßigen Anordnung der Blätter noch zu erkennen, daß sie aus zwei- oder dreizähligen Quirlen hervorgegangen war. Es kommt vor, daß der Blattgrund schräg der Sproßachse ansitzt, also an einer Seite diese sich gestreckt hatte, bevor das Blatt vollkommen ausgebildet war. In einem Fall war sogar der Blattstiel der Länge nach gespalten, so daß eine Hälfte höher ansetzte als die andere. Es scheint also, daß sich die inneren Bedingungen für die Anlage eines Knotens und für die Anlage der Blätter in irgendwelchen Punkten unterscheiden und voneinander unabhängig werden können, so daß im Zeitpunkt der Knotendifferenzierung unter Umständen nur ein Blatt angelegt werden kann, die übrigen dem Knoten angehörigen Blätter aber mit einer kleinen zeitlichen Verzögerung entstehen und dadurch nach oben verschoben erscheinen. Ist die Symmetrie einmal gestört, so wird die Pflanze davon in der Folge offenbar beeinflußt. Innerhalb der Gattung Helianthus ist Sproß und Rhizom von H. doronicoides streng gegenständig beblättert, H. annus geht nach dem dritten

Laubblattpaar, dem ein auffallend langes Internodium folgt, zur spiraligen Blattstellung über, während H. tuberosus außerordentlich variabel ist.

Die Rhizom- und Knollenbildung geht meist in folgender Weise vor sich. An dem in der Erde steckenden Teil der Sproßachse verdicken sich die untersten Anlagen unmittelbar nach dem Austreiben zu Knollen. Die obersten, in der Nähe der Bodenoberfläche liegenden Anlagen bilden zunächst lange Rhizome, die an ihrer Spitze allmählich zur Knollenbildung übergehen. Die mittleren Teile der Mutterachse entwickeln kürzere Rhizome und bilden so einen Übergang zwischen den beiden beschriebenen Formen der Knollenbildung.

Geht der Hauptsproß aus der Spitze eines Rhizoms hervor, so ist er in der Regel mit Wirteln von zwei oder drei Blättern versehen, während aus den Seitenanlagen häufiger Sprosse mit wechselständiger Blattstellung hervorgehen. Von Seitenanlagen erhielt ich die meisten gegenständig beblätterten Triebe aus den basalen Knollenstücken. Waren am Hauptsproß die Blätter nicht gegenständig, so konnte ich meist ein Steckenbleiben der Hauptknospe feststellen. Schneidet man einen Hauptsproß ab, so entstehen dekussiert beblätterte Seitentriebe aus dem Stumpf. Es ist möglich, daß auch die Blattstellung bei den Hauptsprossen zu verschiedenen Zeiten nicht immer die gleiche ist oder dieser unter Umständen so gehemmt wird, daß er von vornherein von einem anderen überflügelt wird. Ich hatte bei den Anfang März, also vorzeitig, im Haus zum Treiben gebrachten Knollen eine größere Anzahl von Hauptsprossen mit wechselständiger Beblätterung, während die später zu normaler Zeit getriebenen durchweg gegenständig waren. Leider wurde bei den Versuchen im Winter noch nicht darauf geachtet.

Beobachtungen an Lysimachia vulgaris zeigten, wie Unterschiede in der Blattstellung mit Standortsbedingungen verknüpft sein können. Die basalen Schuppenblätter sind bei dieser Pflanze stets gegenständig, während in der Laubblattregion häufig Quirle von drei bis vier Laubblättern auftreten, die anscheinend aus dem Zusammenrücken zweier Blattpaare entstanden sind. Es finden sich in der Übergangszone verschobene Blätter, welche auf diese Entstehungsweise hindeuten. Am vollbesonnten, nicht feuchten Standort im Münchener Botanischen Garten waren mehr Pflanzen mit Wirteln von über zwei Blättern vorhanden, während ich am natürlichen Standort viel mehr mit nur zweiblättrigen Wirteln antraf.

b) Sproßstecklingsreihen.

Da von Helianthus tuberosus Material vom gleichen Standort besonders reichlich zur Verfügung stand, konnten Sproßstecklingsreihen an sechs verschiedenen Zeitpunkten angelegt werden. Die unregelmäßige Blattstellung bringt es mit sich, daß die Stecklinge verschiedener Reihen nicht so gleichwertig sind, wie bei den anderer Versuchspflanzen.

Triebkraft der Sproßstecklinge. Die Sproßentwicklung war in allen Reihen (April bis Ende September) verhältnismäßig schwach. Auch die Bewurzelung war meist gering. Obwohl die Stecklinge oft weder Sprosse noch Wurzel ausbildeten, blieben die Sproßachsenstücke doch auffallend lange am Leben, und zwar bei den späteren Versuchen länger als bei den früheren (Tab. 7). Es ist dies wohl auf die Verholzung zurückzuführen, welche die Widerstandsfähigkeit sehr erhöht. Triebkraft und Lebensdauer des Stecklings müssen also nicht unbedingt parallel gehen.

Tab. 7. **Helianthus tuberosus.** Lebensdauer der Sproßstecklinge

Reihen vom	Gesamtzahl der Stecklinge	abgestorben 4—6 Wochen nach Versuchsbeginn
24. VI.	233	61 Stecklinge = 26%
16. VII.	220	43 Stecklinge = 20%
3. IX.	232	18 Stecklinge = 7,8%

Speicherkraft der Sproßstecklinge. Die Anzeichen der Speicherung waren bei Helianthus tuberosus besonders mannigfaltig. Es fanden sich: verschiedene Formen der Knollenbildung (Fig. 6, 8),
Anschwellungen an Laubsproßachsen,
Verdickung des Blattgrundes,
Bildung von Speicherwurzeln,
plagiotroper Wuchs von Laubsproßen (Fig. 7),
Stauchung der Internodien,
Abwärtskrümmung der Blattstiele (Fig. 7),
Blattrollung,
Hartwerden der Blätter.

Die letztgenannten Symptome sind deswegen besonders bemerkenswert, weil sie bei Kartoffelpflanzen als Anzeichen einer pathologischen Stärkeschoppung beobachtet werden.

Gegenüber Epilobium hirsutum fällt eine stärkere Neigung zur Verdickung der Organe auf.

Daß es sich bei einer solchen erst im Experiment voll in Erscheinung tretenden Mannigfaltigkeit in Ort und Form der Speicherung nicht um einen alleinstehenden Fall handelt, zeigen die Untersuchungen von Golinska (1931) an Radieschen und von Zimmermann und Hitchcock (1929) an Dahlien. Isbell (1931) hat bei Ipomoea Batatas sogar an Blattstecklingen Speicherung beobachtet.

Überblickt man die Speicherungsverhältnisse in den verschiedenen Serien, so steht zunächst einmal fest, daß, wie bei Epilobium und Scrophularia, mit fortschreitender Jahreszeit die Neigung zur Speicherung zunimmt (Tab. 8). Aus den Durchschnittskurven (Fig. 5) fällt vor allen Dingen das Verhalten des untersten Stecklings auf, der in den Juni-Reihen am stärksten speichert und dann wieder erheblich zurückgeht.

Tab. 8. **Helianthus tuberosus.**
Zahl der Sproßstecklinge mit Speicherungssymptomen.

Reihen vom	Gesamtzahl der Stecklinge	Stecklinge mit Anzeichen von Speicherung
24. VI.	296	56 = 19%
16. VII.	291	80 = 27%
3. IX.	233	104 = 45%

Im einzelnen ist das Bild dagegen außerordentlich unübersichtlich, was mindestens zum Teil an methodischen Schwierigkeiten liegt. Einmal führen die Unregelmäßigkeiten in der Blattstellung schon bei der Abgrenzung der Stecklinge zu Schwierigkeiten, ferner ist gerade bei Helianthus die Erfassung der Speicherkraft durch Wertzahlen wegen der Mannigfaltigkeit der Symptome besonders schwierig. Als gemeinsamer Zug ergibt sich nur, daß im gesamten Material die basalen Abschnitte der Pflanzen bei der Speicherung bevorzugt sind, was um so auffälliger wird, je größer die Internodienzahl ist, je älter also die betreffende Pflanze ist. Deutlichere Gesetzmäßigkeiten zeigen sich dagegen, wenn man einzelne Symptome der Speicherung herausgreift und ihr Auftreten verfolgt. So ist z. B. bei der Bildung von Sproßknollen die Gestalt der Knolle wesentlich von der Stellung des Stecklings in der Reihe abhängig: der Knollencharakter ist um so ausgeprägter, je näher wir der Basis der ursprünglichen Pflanze kommen. Bei einer Reihe

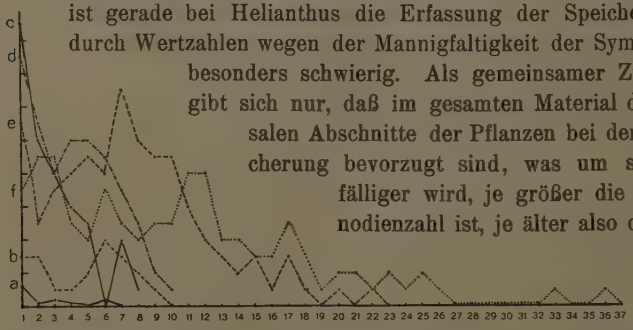


Fig. 5. Helianthus tuberosus. Verteilung der Speicherkraft in den Sproßstecklingsreihen: a) vom 5.—10. IV. (Knollen im Februar getrieben), b) vom 10. VI., c) vom 24. VI., d) vom 16. VII., e) vom 3. IX., f) vom 10.—24. IX.

vom 16. 7. (Fig. 6) hatten die Stecklinge 1 und 5 sitzende, anthozyanführende runde Knollen mit schuppenförmigen Blättchen gebildet. Steckling 6 zeigte eine walzenförmige Knolle mit grünlichen Blattanlagen an der Spitze. Bei Steckling 7 fand sich eine ähnliche nur kleinere Knolle neben einer „gestielten" runden Knolle, deren Blätter jedoch größer waren als bei Steckling 1 und 5. Bei Steckling 8 schließlich hatte sich ein knollenförmig verdickter Achselsproß mit grünen Blättchen entwickelt. In einem anderen Fall hatten sich an Steckling 2 kleine runde, stark bewurzelte Knollen gebildet, während es bei Steckling 4 nur zu einer basalen Verdickung des plagiotrop wachsenden Achselsprosses gekommen war.

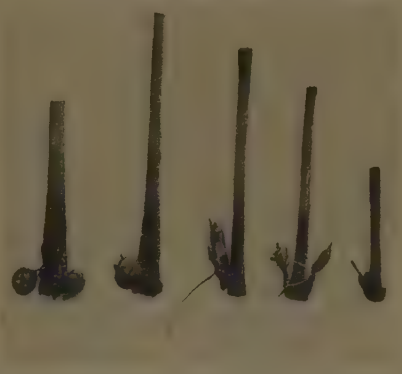


Fig. 6. Helianthus tuberosus. Reihe XLII vom 16. VII. Steckling 1, 5, 6—8 phot. am 18. XII. Verschiedene Formen der Knollenbildung.

Eine Speicherung in den Wurzeln habe ich bei unbeeinflußten Helianthus-Pflanzen nie beobachtet. Im Experiment erhielt ich sie namentlich an Pflanzen, die unter verschiedenen Bedingungen im Frühjahr vorzeitig getrieben waren. Verdickung des Blattgrundes trat besonders in den Juni-Reihen auf. Hartwerden der Blätter zeigte sich in den Frühjahrsreihen an pinzierten Pflanzen und Spitzenstecklingen. Plagiotroper Wuchs in der apikalen Region (Fig. 7) fand sich einige Male an geköpften Pflanzen. Bei vor-

Fig. 7. Helianthus tuberosus. Plagiotroper Wuchs von Seitensprossen, angedeutete Rosettenbildung (Spitze des linken plagiotropen Seitensprosses) und Abwärtskrümmung von Blattstielen. (Kn. 52 vom 27. II., dekapitiert 5. III., phot. am 21. III.)

zeitig getriebenen Pflanzen fielen wiederholt Rollerscheinungen an den Blättern auf.

Wurzel- und Kallusbildung waren außer am Spitzensteckling in allen Reihen — auch bei Epilobium und Scrophularia — nicht miteinander verknüpft: die Wurzeln entstanden mit wenigen Ausnahmen nicht am Kallus, sondern an der Basis der Achselsprosse. Am Anfang und Ende der Vegetationsperiode war bei Helianthus die Kallusentwicklung stärker als in der Zwischenzeit. Die Wurzelbildung war allgemein am schwächsten von September bis November, am stärksten vor Beginn des neuen Austreibens (Februar/März). Bei den letzten, im Spätherbst angesetzten Reihen überlebten die Kallus-Wucherungen oft wochenlang die übrige Pflanze und nahmen damit fast das Verhalten von Speicherorganen an.

Am stärksten schienen sie mir bei einigen Reihen von kurzen Helianthussprossen mit wechselständiger Beblätterung zu sein, die auf dem Feld z. T. nachweisbar aus verletzten Rhizom- oder Sproßstücken verspätet ausgetrieben waren. Die durchschnittliche Stärke der Kallusbildung in fünf Reihen solcher Pflanzen ergab ein einfaches Ansteigen und allmähliches Abfallen gegen die Spitze zu.

Dasselbe Verhalten zeigten die Kallusbildungen bei Epilobium und bei Physostegia virginiana. Bei Physostegia ergab sich für die Stärke der Wurzelbildung eine ähnliche Kurve mit einem Maximum, etwa in der mittleren Region der Pflanze. Was dagegen die Schnelligkeit der Wurzelbildung anbetrifft, so waren bei Physostegia bei sechs aufeinanderfolgenden Durchsichten die basalen Stecklinge deutlich gefördert. Wie eng Triebkraft und Wurzelbildung miteinander verbunden sind, zeigte sich besonders deutlich bei Epilobium, wo die Kurven für Triebkraft und für Stärke der Bewurzelung meist gleichen Verlauf hatten.

c) Trieb- und Speicherkraft der Helianthus-Knollen.

Der Verlauf der Knollenbildung an einer normalen, unbeeinflußten Pflanze bringt es mit sich, daß wir, etwa im Juli oder August, an einer vom Feld hereingenommenen Pflanze Rhizome und Knollen in verschiedenen Stadien antreffen. Prüft man diese verschiedenen Formen der unterirdischen Seitensprosse auf die Möglichkeit einer Keimung im August, so ergeben sich deutliche Unterschiede: Je mehr sich die Rhizome bereits zu Knollen verdickt hatten, desto träger trieben sie aus oder ergrünten auch nur. Die aus den Knollenanlagen entstehenden Sprosse waren plagiotrop, während unverdickte Rhizome noch orthotrope Laubsprosse bildeten. Alle in diesen Versuchen entstandenen Pflanzen blieben im Wachstum stecken und brachten schließlich junge unterirdische Knollen hervor, von denen einige noch bis Mitte April des nächsten Jahres lebten.

Besser als die ganzen Knollen trieben Knollenscheiben aus. Durch die Verletzung und die Unterbrechung des Zusammenhanges mit der Hauptknospe war in den Rhizomscheiben offenbar die Hemmung zum Teil aufgehoben worden. Bei Versuchen im September/Oktober gelang es nicht mehr, Laubsprosse aus den Knollen zu erzielen; es entstanden aus den treibenden Anlagen sofort Sekundärknollen. Die Ruhezeit ist anscheinend bedingt durch die hemmende Wirkung des Überschusses an Reserveassimilaten. Von sieben am 3. Sept. geernteten Knollen, bei denen ich den Hauptvegetationspunkt herausgeschnitten hatte, bildeten drei Sekundärknollen aus seitlichen Anlagen, während die unverletzten Kontrollen unverändert blieben. Es war demnach auch durch diesen Eingriff die Ruhe zum Teil gestört worden. Von elf am 9. Okt., also einen Monat später, geernteten Knollen, die gut mit Erde bedeckt im Glashaus lagen, trieb bei neun Exemplaren die Spitze und bildete sofort wieder eine Knolle. Auch Knollen vom 29. Nov. brachten nur Sekundärknollen hervor; war die Spitze der Mutterknolle dem Licht ausgesetzt, so entstanden sie nur seitlich, bei Verdunklung des Hauptvegetationspunktes entwickelten sich auch hier Knöllchen (Fig. 8). Das Licht wirkte demnach hemmend auf das Austreiben der ruhenden Anlagen. Die Sekundärknollen fielen meist durch eine außerordentlich starke Wurzelbildung auf (Fig. 8). Entstanden dagegen an der Basis des Muttersprosses im Dezember nochmals kleine anthozyanarme Knollen, so war die Wurzelbildung fast durchweg wesentlich schwächer.

41 2 9

Fig. 8. Helianthus tuberosus. Bildung von Sekundärknöllchen an vorzeitig getriebenen Knollen. Spitze der Mutterknolle bei 2 u. 41 verdunkelt, bei 9 belichtet. (Kn. 2 u. 9 vom 29. X.; Kn. 41 vom 29. XI.; phot. 10. III.)

Erst ab Mitte Januar erhielt ich wieder träg wachsende Laubsprosse, die meist deutlich plagiotrop waren. Ab Mitte März setzte das normale Treiben ein, das höchstens anfänglich durch schwache Plagiotropie gestört war[1]). Bei Knollen, welche ich am 21. April zum

1) Auch auf dem Feld findet man Pflanzen, die diese Erscheinung zeigen.

Keimen ansetzte, war keine Abweichung vom normalen Verhalten mehr zu bemerken. Je früher die Knollen während der Nachruhe getrieben wurden, desto eher gingen die entstandenen Pflanzen zur Knollenbildung über.

d) Versuche mit Pflanzen aus vorzeitig getriebenen Knollen.

Eine vorzeitig getriebene Pflanze behält offenbar eine stärkere Neigung zur Speicherung dauernd bei, was so weit gehen kann, daß die Pflanze sehr bald das Wachstum wieder einstellt und zugrunde geht. Selbst wenn dies nicht geschieht, ist doch wenigstens ein besonderes Reaktionsvermögen gegenüber experimentellen Eingriffen vorhanden.

So traten deutliche Speicherungssymptome nach dem Pinzieren, d. h. nach Entfernung des Hauptvegetationspunktes, auf. Merkwürdigerweise machte sich ein gleicher Einfluß geltend, wenn der Vegetationspunkt selbst unverletzt blieb und nur die jüngsten unentwickelten Blätter entfernt worden waren. Getriebene Pflanzen waren schon nach einmaligem Entspitzen nicht mehr imstande, neue Sprosse hervorzubringen, während an gewöhnlichen Pflanzen erst nach mehrmaligem Entspitzen das Wachstum eingestellt wurde.

Am 5. März steckte ich Spitzen von Pflanzen, welche aus Knollen stammten, die am 18. Jan. ins Gewächshaus gebracht worden waren. Gleichzeitig wurden die Spitzenstecklinge pinziert. Es ergab sich eine außerordentlich starke Knollenbildung und Wurzelverdickung, und zwar beides um so ausgeprägter, je größer die Mutterknolle gewesen war. Die so behandelten Stecklinge konnten keine Achselsprosse mehr treiben, die Blätter wurden hart oder starben im Mai bereits ab. Gegen Ende Juni gingen schließlich die oberirdischen Teile der Pflanzen zugrunde, während die Mutterknolle noch weiter lebte. Es wirkt offenbar die Stauung der Assimilate derartig hemmend auf die ruhenden Anlagen, daß sie nicht mehr fähig sind, sich zu entwickeln. Dagegen wurden die Seitenknospen der Mutterknolle zum Wachstum angeregt, vielleicht weil sie durch die Verdunklung in der Erde nicht so stark gehemmt waren. Allerdings konnten sie nur Sekundärknollen, jedoch keine Laubsprosse bilden.

Ebenso wie das Pinzieren wirkte das Absterben der Spitzen unter Frostwirkung. Pflanzen aus Knollen, die seit dem 18. Jan. im Gewächshaus standen, wurden am 5. März ins Mistbeet gebracht. Die ans Glas anstoßenden Spitzen erfroren. Am 10. April beobachtete ich an der Basis der Pflanzen bereits kleine verknollte Rhizomknospen. An-

scheinend hat der Verlust unentwickelter Anlagen eine Stauungswirkung zur Folge. Erkennbar ist diese allerdings meist erst an der Art, wie die Seitensprosse austreiben, was natürlich durch die Entfernung des Hauptvegetationspunktes erleichtert wird.

Im gleichen Sinne machte sich das Abbrechen der jungen Knollen geltend. Werden auch sogleich wieder neue Speicherorgane gebildet, so wird dadurch doch eine Stauung hervorgerufen, die sich der ganzen Pflanze mitteilt. Wird gleichzeitig entspitzt und entknollt, so sterben die Helianthuspflanzen schließlich oberirdisch vollkommen ab und bilden nur unter der Erde neue Knollen.

Wurden Mutterknolle und Sproß getrennt, so war die Wirkung des Frühtreibens für den Sproß nicht aufgehoben. Andererseits behielt auch die Knolle ihre ursprüngliche Stimmung bei. Während normale Knollen im April bereits vollkommen aufrechte Sprosse hervorbrachten, bildeten Knollen, die schon einmal getrieben hatten, aus ihren seitlichen Anlagen plagiotrope Sprosse. Ebenso entwickelten Knollen, die vom 18. Jan. bis 5. März schon getrieben hatten, beim nochmaligen Treiben Sekundärknöllchen und Verdickungen an den Wurzeln. Es ist überraschend, daß die Knolle, nachdem ihr doch schon ein großer Teil der Nährstoffe entzogen ist, doch weiterhin den anfänglichen Charakter beibehält.

In eigenartiger Weise machten sich die Folgen des Trocknens der Knollen auf das spätere Wachstum geltend. Die im geheizten Raum gelagerten Knollen schrumpften stark zusammen; brachte man sie jedoch in Wasser oder Erde, so quollen sie wieder annähernd bis zu ihrer ursprünglichen Größe auf. Die am 8. Okt. geernteten Knollen wurden bis zum 29. Nov., also 51 Tage, auf diese Weise getrocknet und dann auf oder in Erde gelegt. Von zwanzig Knollen gingen neun zugrnnde; die übrigen bildeten ein Jahr lang nur Sekundärknollen, während die Mutterknolle allmählich abstarb. Die am 29. Nov. vom Freiland hereingeholten Exemplare, welche gleichzeitig zum Treiben ins Gewächshaus gebracht wurden, erzeugten ebenfalls Sekundärknollen, die aber nur kurze Zeit am Leben blieben. Die getrockneten Mutterknollen waren bei der Durchsicht viel fester als die unbehandelten. Die vom 29. Nov. bis 8. Feb., also 70 Tage, trocken und warm gelagerten Knollen gingen zugrunde. Es bleibt offen, ob sie durch die zu lange Dauer der Behandlung geschädigt waren oder ob der Zeitpunkt dabei eine Rolle spielte. Knollen, die vom 12. Feb. bis 2. März getrocknet waren, entwickelten orthotrope Laubsprosse, waren nicht gehemmt in ihrem Wachstum und hatten am 22. Juni (vielleicht etwas früher als normal) Rhizome gebildet.

Zu erwähnen sind noch Versuche über den Einfluß des allmählichen Entblätterns, das auch bei anderen Pflanzen die Ablagerung von Reservestoffen verringerte und verzögerte, da ja die Assimilation eingeschränkt war. Entstanden Rhizome, so befanden sie sich häufig über der Erdoberfläche, also höher als gewöhnlich.

Bei Leitungswasserkulturen schienen verdickte Wurzeln in größerer Anzahl aufzutreten (Fig. 9), die Blätter starben zeitiger ab. Außerdem beobachtete ich ein mehr oder weniger gleichmäßiges Austreiben auch der seitlichen Sproßanlagen der Knolle, also eine geringere Hemmung durch die Hauptknospe.

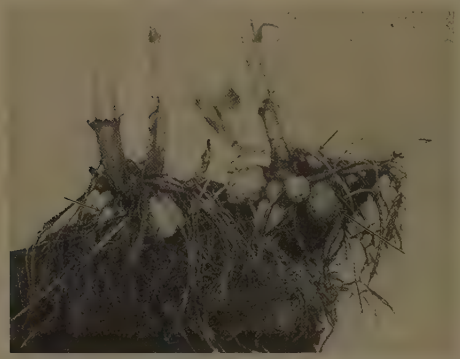


Fig. 9. Helianthus tuberosus. Vorzeitig getriebene Knolle aus Leitungswasserkultur. (Kn. 76; 12. II. vom Feld; 14. IV. phot.) Bildung von Speicherwurzeln und Knöllchen.

In belichteten Wasserkulturen fiel ein abnormes Auftreten von Blütenknospen auf. Die Knollen waren am 12. Febr. vom Feld hereingeholt, also vorzeitig getrieben worden. Nach zwei Monaten waren bei einer Pflanze Blütenanlagen zu sehen und bei vier anderen die Blätter gelbgrün gefärbt, wie sie vor der Blüte zu sein pflegen. Ein anderes Mal erhielt ich am 11. Mai Blütenknospen von einem Sproß, der aus einer am 18. Jan. getriebenen Knolle stammte und am 5. März von der Mutterknolle getrennt worden war.

4. Stecklinge monokotyler Zwiebelpflanzen.

Um einen Einblick in das Verhalten der Stecklinge der in Niederblättern speichernden Pflanzen zu erhalten, wurden im Münchner Botanischen Garten einige Versuche mit Zwiebelpflanzen ausgeführt.

Auch hier zeigten die Stecklinge Unterschiede in ihrem Verhalten je nach ihrer Herkunft aus verschiedenen Teilen der Mutterpflanze.

Ich schnitt Zwiebeln von Muscari commosum quer durch und pflanzte beide Stücke in ihrer ursprünglichen Lage wieder ein (Fig. 10). Die untere Hälfte bildete eine dicke Zugwurzel — es entstanden später noch mehr —, die innersten Blätter der oberen Hälfte verlängerten sich und traten, offenbar infolge des geringeren Widerstandes, ein Stück nach

unten über die Schnittfläche heraus. Am basalen Ende erschienen zarte Wurzeln. Später entwickelten sich hier unter leichter Anschwellung des Blattgrundes kleine Adventivzwiebelchen. Längere Zeit danach bildeten auch die zerschnittenen äußeren Schuppenblätter Zwiebelchen und an diesen dann erst die Wurzeln, also in umgekehrter Reihenfolge wie die inneren Blätter.

Fig. 10. Muscari comosum. Zwiebelstecklinge. Links eine untere, rechts zwei obere Hälften.

Denselben Versuch setzte ich auch mit Scilla hispanica an. Die untere Hälfte verdickte sich, ohne neue Blätter zu bilden, und ergrünte schwach am Licht. Nur an einem Exemplar, das ganz mit Erde bedeckt war, entstanden dicke Zugwurzeln. Die Blätter des oberen Teils erzeugten an der allmählich anschwellenden Basis Adventivzwiebelchen. Die Blattzwiebelchen waren erheblich größer als die von Muscari commosum.

Über gleichzeitig ausgeführte Untersuchungen an den Zugwurzeln von Zwiebelpflanzen wird später berichtet werden.

Die Versuche zu vorliegender Arbeit wurden in der Hauptsache in den Jahren 1927 bis 1930 am Botanischen Institut und Garten in Karlsruhe ausgeführt und 1931 in Nymphenburg bei meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat von Goebel, abgeschlossen.

Herrn Privatdozent Dr. W. Schwartz, Karlsruhe, sage ich für seine Anregungen und Unterstützung besten Dank.

Zusammenfassung.

Um ein Bild über die Verteilung der Wachstumspotenzen sowie ihrer Veränderungen im Laufe einer Vegetationsperiode in einer Pflanze zu bekommen, zerlegte ich Sprosse, Rhizome und Knollen in Stecklingsreihen, und untersuchte deren Verhalten in der Kultur. Die Neigung dieser Stecklingspflanzen, Laubsprosse zu bilden, faßte ich unter dem Begriff „Triebkraft" zusammen. Als zweite wichtige, das Wachstum der Stecklinge bestimmende Potenz sehe ich die „Speicherkraft" an. Sie äußert sich in den verschiedenen Symptomen der Ablagerung von Reservestoffen.

Die Stecklinge wurden bei den einzelnen Durchsichten nach Vergleichsgraden eingeordnet, so daß es möglich war, die Verteilung der Trieb- und Speicherkraft innerhalb der Stecklingsreihen kurvenmäßig darzustellen. Die Untersuchungen erstreckten sich auf etwa 2500 Stecklinge.

Im einzelnen ergab sich folgendes:

1. Die zwei Achselknospen eines gegenständig beblätterten Knotens sind von vornherein verschieden. So entwickelt sich bei Epilobium hirsutum in mehr als der Hälfte der Fälle die eine als Laubsproß, die andere als Rhizom.
2. Die Achselknospen eines Laubsprosses oder eines Rhizoms entwickeln sich ungleichartig, aber nach bestimmten Gesetzmäßigkeiten. Es bedingt also auch die Stellung einer Anlage in einer bestimmten Region des Laubsprosses oder des Rhizoms die Art ihres Wachstums.
3. Die Achselknospen eines Laubsprosses oder eines Rhizoms haben zu verschiedenen Zeiten verschiedenen Charakter. Es ist somit auch der Zeitpunkt, an dem eine Anlage zum Austreiben gebracht wird, für die Art ihres Wachstums mitbestimmend.
4. Die Hemmung einer Anlage beruht wahrscheinlich auf einer zu starken Anhäufung von Assimilaten. Das Absterben der Stecklinge von Epilobium hirsutum und Scrophularia nodosa nahm in gleichem Maß wie die Speicherkraft im Laufe der Vegetationsperiode zu.
5. Die Triebkraft zeigt bei Epilobium hirsutum und Scrophularia nodosa in den Septemberreihen gegenüber den Julireihen keine wesentliche Verschiebung.

6. Die Kurve der Speicherkraft von Epilobium hirsutum hatte im Juli wie im September drei Maxima, die in den Septemberreihen, bezogen auf die Gesamtinternodienzahl der Pflanzen, eine basale Verschiebung zeigten. Dazu kamen in den Septemberreihen ausgeprägte Speicherungssymptome beim untersten Steckling.
7. Die Speicherkraft von Scrophularia nodosa-Stecklingen zeigte im Juli etwa die gleiche Verteilung wie im September. Vermutlich kommt es auch hier im Herbst zu einer basalen Verschiebung, wenn man die Gesamtinternodienzahlen einschließlich des Blütenstandes berücksichtigt.
8. Helianthus tuberosus unterschied sich von Epilobium und Scrophularia dadurch, daß neben der basalen Speicherung auch in Stecklingen aus apikalen Abschnitten der Mutterpflanze stärkere Speicherung auftrat.
9. Das dem Steckling von Epilobium hirsutum mitgegebene, durch seine Stellung an der Mutterpflanze und deren Zustand bei Versuchsbeginn bedingte Verhältnis der Potenzen ist für seine ganze weitere Entwicklung, anscheinend sogar für die Ausbildung seiner Speicherorgane (Rhizome) mitbestimmend.
10. Die Vorbehandlung der Knollen von Helianthus tuberosus vor dem Austreiben ist von größter Bedeutung für den aus ihr entstehenden Sproß. Das Frühtreiben hat eine Zunahme der Speicherkraft an der entstehenden Pflanze zur Folge. Frühtreiben nach vorhergegangenem zeitweisen Austrocknen bewirkte, daß sich die Sproßanlagen der Mutterknolle zu Sekundärknöllchen entwickelten und ein Jahr lang auf diesem Stadium stehen blieben, bis sie schließlich zugrunde gingen.
11. An der Helianthus-Pflanze wird durch Entspitzen (Entfernen des Hauptvegetationspunktes) oder durch Schädigung der jüngsten Blätter, ferner durch Entfernen der jungen Knollen eine Zunahme der Speicherkraft erreicht. Entgegengesetzt wirkt das teilweise oder vollständige Entblättern.
12. Auch bei Zwiebelpflanzen zeigten sich Unterschiede in den Regeneraten der einzelnen Blätter, insbesondere zwischen Laub- und Schuppenblättern.

Literaturverzeichnis.

Doposcheg-Uhlar, J., Studien zur Regeneration und Polarität der Pflanzen. Flora, N. F. **2**, 1911, 24.

Dostal, R., Die Korrelationsbeziehung zwischen dem Blatt und seiner Axillarknospe. Ber. d. Bot. Ges. **27**, 1909, 547.

— Zur experimentellen Morphogenesis bei Circaea und einigen anderen Pflanzen. Flora, N. F. **3**, 1911, 1.

— Über die wachstumsregulierende Wirkung des Laubblattes. Acta Soc. Sc. nat. Morav. **3**, 1926, 83.

Goebel, K. v., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Ztg. **38**, 1880, 753.

Golinska, H., Beiträge zur experimentellen Morphologie der Knollen von Radieschen, roter Rübe und Mohrrübe. Gartenbauwissensch. **5**, 1931, 365.

Isbell, C. J., Regeneration of leaf cuttings of Ipomoea Batatas. Bot. Gaz. **91**, 1931, 411.

Molisch, H., Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. Jena 1916.

Schmucker, Th., Zur Morphologie und Biologie geophiler Pflanzen. Bot. Archiv **4**, 1923, 201.

Schwartz, W. u. H., Beiträge zur Biologie der plagiotropen Sprosse. I. Flora, N. F. **23**, 1928, 21.

Seeliger, R., Topophysis und Cyklophysis pflanzlicher Organe und ihre Bedeutung für die Pflanzenkultur. Zeitschr. Angew. Bot. **6**, 1924, 191.

Zimmermann, P. W. u. A. E. Hitchcock, Root formation and flowering of Dahlia cuttings when subjected to different day lengths. Bot. Gaz. **87**, 1921, 1.

Nachtrag bei der Korrektur:

Roberts, E. u. J. R. Lawrence, Root formation from leaf cuttings. Bot Gaz. **94**, 1932, 421.

Weitere Untersuchungen über die Erregungsvorgänge bei seismonastischen Bewegungen.

Von **Erwin Bünning**, Jena.

Mit 7 Abbildungen im Text.

1. Einleitung.

Vor nicht langer Zeit veröffentlichte Dijkman (1931) Messungen über den Verlauf der seismonastischen Bewegungen der Staubblätter von Sparmannia africana, und zwar handelte es sich dabei um Registrierungen nach der von Nuernbergk und Du Buy (1930) für Wachstumsmessungen ausgebauten Methode, nämlich kinematographische Aufnahmen mit einem zeitlichen Abstand der Einzelbilder von $^1/_8$ oder $^1/_{16}$ Sekunde. Die Messungen führten in den meisten Punkten zu einer Bestätigung der früher von mir mitgeteilten Beobachtungen. So konnte beispielsweise festgestellt werden, daß die Rückkrümmung mit einer auffällig hohen Geschwindigkeit beginnt, dann aber sehr bald langsamer wird, und daß eine Reizung bei herabgesetzter Erregbarkeit, z. B. kurze Zeit nach beendeter Reaktion, also während des Refraktärstadiums, nicht die normale nach außen gerichtete Bewegung bedingt, sondern im Gegenteil eine Bewegung zum Blüteninnern.

Die hiermit bestätigten Tatsachen sind für meine theoretischen Betrachtungen über die Entstehung der Seismonastie wichtig. Ich erinnere hier kurz an die Deutung der Beobachtungen: Die Reaktion wird durch eine Permeabilitätserhöhung ermöglicht. Die Permeabilität nimmt anscheinend sofort nach der Reizung zu, erreicht dann (bei Sparmannia nach 2—4 Sekunden) ein Maximum, um schließlich infolge eines Restitutionsprozesses wieder auf die normale Höhe abzusinken. Nur wenn die Permeabilität einen bestimmten Mindestwert erreicht hat (Ablauf der Latenzzeit), bzw. solange sie sich noch über diesem Mindestwert befindet, ist eine Reaktion durch Zellsaftauspressung möglich.

Wenn aber die Permeabilität noch nicht, bzw. nicht mehr zur Zellsaftauspressung hinreicht, dann wird (sofern die Saugkraft der Zellen größer ist als die ihrer Umgebung) eine schnelle Wasseraufsaugung ermöglicht und damit tritt dann eine nach innen (d. h. zum Griffel) gerichtete Bewegung ein, die der normalen Bewegung vorausgeht bzw. ihr unmittelbar als der erwähnte Anfangsabschnitt extrem schneller Rückkrümmung folgt. Ist die Erregbarkeit soweit herabgesetzt, daß die zur Zellsaftauspressung erforderliche Durchlässigkeit überhaupt nicht erreicht wird, sondern nur die Wasserpermeabilität beträchtlich ansteigt („unterschwellige Erregung"), so bedingt die Reizung (vorausgesetzt, daß die erwähnte Saugkraftdifferenz besteht) lediglich eine nach dem Blüteninnern gerichtete also völlig inverse Reizbewegung. Natürlich erfolgt diese „umgekehrte Seismonastie" durch Vergrößerung der reagierenden Zellen, während bei der normalen Reaktion gerade eine Flüssigkeitsauspressung stattfindet.

Dijkmans Messungen, die namentlich wegen ihrer Genauigkeit sehr wertvoll sind, fügen sich also im wesentlichen meinen Beobachtungen und der von mir versuchten Erklärung gut ein.

Nur in einem Punkt besteht eine wichtige Abweichung: Dijkman fand bei Staubblättern, deren reizbare Zellen sich im Zustand voller Erregbarkeit befinden, keine Latenzzeit. Jedenfalls müßte die Latenzzeit nach seinen Messungen weniger als $^1/_{16}$ Sekunde betragen, denn die erste auf die Reizung folgende Filmaufnahme zeigte schon eine deutliche Bewegung des Filaments; und zwar gilt das für eine Temperatur von 21°. Bei dieser Temperatur aber fand ich eine Latenzzeit von etwa 0,7 Sekunden (1929). Dieser Unterschied bedarf vor allem darum einer Aufklärung, weil das Vorhandensein der Latenzzeit für die von mir versuchte Erklärung der seismonastischen Reaktion wichtig ist: Die Permeabilität soll ja allmählich ansteigen und dabei soll zunächst nur die Wasserpermeabilität erhöht werden, eine Durchlässigkeit für den Zellsaft aber erst bei einer bestimmten Höhe der zunehmenden Erregung eintreten. Die Latenzzeit müßte also darum bestehen, weil Zellsaft vorläufig noch nicht ausgepreßt, aber in der Regel auch kein Wasser aufgesogen werden kann, weil die reizbaren Zellen im Ruhezustand mit ihrer unmittelbaren Umgebung annähernd im Saugkraftgleichgewicht stehen werden, (anders natürlich in den zuvor erwähnten Fällen, in denen tatsächlich eine erhebliche Saugkraftdifferenz besteht und daher nach Erhöhung der Wasserpermeabilität rasch Wasser aufgesogen wird).

Es bestehen verschiedene Möglichkeiten zur Aufklärung der unterschiedlichen Versuchsresultate. Dijkman neigt vor allem zu der Annahme, daß sich die von mir untersuchten Staubgefäße vielleicht nicht im voll erregbaren Zustand befunden haben, sondern ihre Erregbarkeit infolge vorhergegangener Reaktionen bereits herabgesetzt war. Unter solchen Bedingungen besteht nämlich auch nach Dijkmans Messungen eine Latenzzeit. (Wenn nicht sogar die schon erwähnte gegensinnige Reaktion erfolgt, die dann — auch nach meinen Beobachtungen — ohne erkennbare Latenzzeit beginnt.)

Den Unterschied der Versuchsresultate soll die schematische Fig. 1 veranschaulichen.

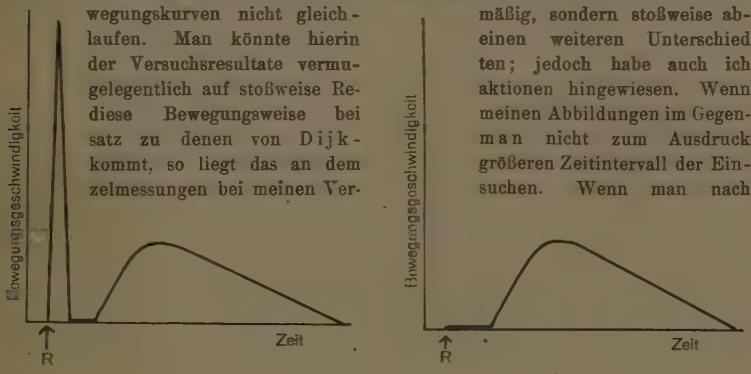


Fig. 1. Schematische Darstellung des Verlaufs der seismonastischen Bewegung der Sparmannia-Filamente nach Dijkman (a) und Bünning (b). Ordinate: Bewegungsgeschwindigkeit; Abszisse: Zeit. R: Zeit der Reizung.

In dieser Abbildung bleibt unberücksichtigt, daß die Reaktionen nach Dijkmans Messungen im Gegensatz zu den früher von mir veröffentlichten Bewegungskurven nicht gleichmäßig, sondern stoßweise ablaufen. Man könnte hierin einen weiteren Unterschied der Versuchsresultate vermuten; jedoch habe auch ich gelegentlich auf stoßweise Reaktionen hingewiesen. Wenn diese Bewegungsweise bei meinen Abbildungen im Gegensatz zu denen von Dijkman nicht zum Ausdruck kommt, so liegt das an dem größeren Zeitintervall der Einzelmessungen bei meinen Versuchen. Wenn man nach Dijkmans Ergebnissen Kurven zusammenstellt, die nur die mittlere Bewegungsgeschwindigkeit jeder Sekunde enthalten, dann gelangt man zu annähernd gleichmäßigen Bewegungskurven.

Auf den folgenden Seiten soll versucht werden, die erwähnte Schwierigkeit zu beheben. Wir wollen also feststellen, warum die Latenzzeit nur bei meiner Versuchsanordnung beobachtet werden konnte. Gleichzeitig berichte ich noch über einige Versuche mit den Blattgelenken von Mimosa; auch diese Versuche können zum Verständnis der während der Latenzzeit ablaufenden Vorgänge beitragen.

2. Methodik.

Um die eben genannte Aufgabe lösen zu können, war natürlich eine Untersuchungsmethode erforderlich, die ebenso objektiv und genau ist wie die von Dijkman benutzte. Ich ging aber, um mit den mir zur Verfügung stehenden Apparaten zum Ziel kommen zu können, etwas anders vor als der genannte Autor. Mir scheint, daß meine Methode gerade für den uns interessierenden Spezialzweck die geeignetere ist, während Dijkmans Apparatur in anderen Fällen sicher den Vorzug verdient. Zur Erläuterung möge Fig. 2 dienen.

Die Apparatur stand in einer Dunkelkammer, in der auch sämtliche Versuche ausgeführt wurden. Für die seismonastischen Reaktionen ist es gleichgültig, ob die Versuchsobjekte bei Tageslicht oder im Dunkeln

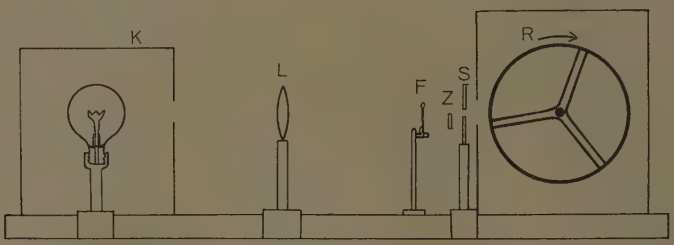


Fig. 2a. Versuchsanordnung zur photographischen Registrierung der seismonastischen Bewegung. Schematisch. Die Bewegung des Staubfadens *F* wird auf der rotierenden Registriertrommel *R* photographisch aufgezeichnet. Nähere Erklärung im Text.

untersucht werden; denn erst nach längerem Stehen in der Dunkelkammer zeigen die Objekte eine Hemmung des Reaktionsvermögens. Fig. 2a zeigt die Apparatur von der Seite. Links befindet sich im Pappkasten K eine Lampe von etwa 125 HK. Durch die Öffnung auf der rechten Seite des Pappkastens kann das Licht auf die Scheibe S gelangen, in der sich ein mittels zweier Schrauben verstellbarer horizontal stehender Spalt befindet, durch diesen hindurch fällt das Licht auf die Registriertrommel R, deren Achse horizontal gestellt ist, der Drehungssinn der Trommel ist durch einen Pfeil angedeutet. Das Linsensystem L zwischen Lampe und Spalt ermöglicht eine scharfe Abbildung des Spalts und des vor ihm stehenden Staubfadens F. Auch die Registriertrommel, die mit einem Streifen lichtempfindlichen Papiers überzogen wurde, stand in einem mit Öffnung versehenen Pappkasten. Zwischen dem Staubblatt und dem Spalt steht noch der Zeitmarkierer Z,

dessen Konstruktion aus Fig. 2b deutlich wird. Die ganze Apparatur ist auf einer Schiene (optische Bank) aufgebaut.

Fig. 2 b zeigt die gleiche Apparatur nach einer Drehung um 90°, und zwar von der Seite der Lampe aus gesehen. Lampe und Linsensystem sind hier nicht mit gezeichnet, wir sehen also zunächst das Versuchsobjekt, die an einem Stativ verstellbar befestigte Blüte Bl, von der sämtliche Staubgefäße bis auf eines zuvor mit einer Schere entfernt worden sind. Links davon, und — wie Fig. 2 a zeigt — etwas weiter nach hinten sehen wir den Zeitmarkierer, hauptsächlich bestehend aus einer Stahlfeder St, die durch einmaligen Anstoß in gleichmäßige Schwingungen versetzt werden kann, deren Geschwindigkeit sich durch eine Verschiebung des Gewichts G regulieren läßt. Die Stahlfeder hebt und senkt infolge ihrer Schwingungen den um D leicht drehbaren

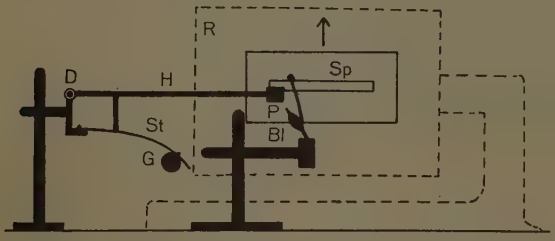
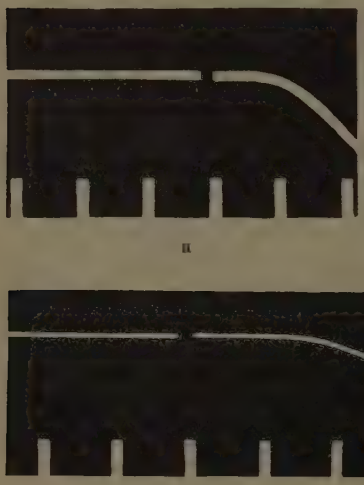


Fig. 2 b. Die gleiche Versuchsanordnung wie in Fig. 2 a, aber von der Seite gesehen, die in Fig. 2 a links liegt. Lampe und Linse sind fortgelassen. Der Zeitschreiber und das Stativ mit dem Versuchsobjekt wurden zur Erleichterung der Übersicht als schwarze Flächen wiedergegeben. Die Registriertrommel wurde punktiert gezeichnet, der Spalt davor mit ausgezeichneten Linien.

Hebel H; dieser trägt rechts ein kleines rechteckiges Plättchen P, dessen Schattenbild gleichzeitig mit dem des Staubfadens auf die Registriertrommel R projiziert wird, und zwar wurde durch Verstellung der Stativschraube die Höhe des Zeitmarkierers so gewählt, daß das erwähnte Plättchen bei schwingender Stahlfeder den linken Teil des Spaltes Sp abwechselnd verdunkelte und der Beleuchtung aussetzte. Der Pfeil bezeichnet wieder den Drehungssinn der Registriertrommel und damit die Richtung, in der das lichtempfindliche Papier sich hinter dem Spalt fortbewegt.

Die Umdrehungsgeschwindigkeit der Trommeloberfläche betrug bis zu 40 mm je Sekunde, die Spaltweite 0,7—1,0 mm. Von dem Staubblatt wurde, wie schon aus der Versuchsanordnung folgt, nur ein schmaler Abschnitt, und zwar der unmittelbar unter dem Staubbeutel

liegende Filamentteil abgebildet. Die Abbildung wurde im natürlichen Maßstab oder bei schwacher, höchstens 5facher Vergrößerung vorgenommen. Das Staubblatt war immer so orientiert, daß seine Bewegungsrichtung senkrecht zur Lichtrichtung lag, so daß das Schattenbild der vor dem Spalt stehenden Filamentzone (vgl. Fig. 2b) auf dem lichtempfindlichen Papier der Registriertrommel den Bewegungsverlauf als Kurve aufzeichnete (Fig. 3 und 4).



a

b

Fig. 3a und b. Zwei Kurven normaler seismonastischer Bewegungen der Staubblätter von Sparmannia africana. Zeitmarken in Abständen von einer halben Sekunde. Die Reizzeit ist als Unterbrechung der Kurven erkennbar. Vergrößerung des Filaments in 3a 5fach, in 3b 3fach.

Bei diesen Bewegungskurven ist natürlich, sofern die Abbildung im natürlichen Maßstab vorgenommen wird, die Höhe der schwarzen Flächen ebenso groß wie die Spaltbreite. Werden die Filamente vergrößert abgebildet, so vergrößert sich die Höhe dieser Flächen nicht im gleichen Maßstab, sondern nur sehr wenig, da der Spalt (im Gegensatz zum Filament) recht nahe an der Registriertrommel steht. Die Breite der Kurvenlinien ist nicht nur von der Vergrößerung des Filaments, sondern auch von der Dicke des zufällig zur Abbildung ausgewählten Filamentabschnitts abhängig.

Die Zeitmarken erscheinen nach der Entwicklung des Papiers als helle Flächen, die in gleichmäßigen Abständen aufeinander folgen (Fig. 3 und 4). Die Trommel läuft bei großer Umdrehungsgeschwindigkeit nicht ganz erschütterungsfrei, jedoch sind ihre Eigenschwingungen so kurzperiodisch, daß — wie eine Auswertung der Zeitmarkenabstände zeigte — schon die durchschnittliche Geschwindigkeit innerhalb eines Zeitabschnittes von weniger als $^1/_4$ Sekunde mit der durchschnittlichen Geschwindigkeit innerhalb der nächstfolgenden gleichgroßen Zeitabschnitte genügend übereinstimmt.

Fig. 4. Kurve einer inversen seismonastischen Reaktion (d. h. Bewegung zum Blüteninnern). Vergrößerung des Filaments 5fach.

Die zur photographischen Registrierung dienende Lampe (vgl. Fig. 2a) wurde etwa 10 Sekunden vor der Reizung eingeschaltet und gleich nach der Beendigung des Versuchs wieder ausgeschaltet.

Der Vorteil dieser Methode gegenüber der Dijkmanschen besteht darin, daß schon Lageveränderungen des Filaments, die innerhalb erheblich kürzerer Zeit als $^1/_{16}$ Sek. stattfinden, ermittelt werden können. Ein Nachteil besteht beispielsweise in einer gewissen Ungenauigkeit bei der Abbildung des Krümmungswinkels. Die Größe dieses Fehlers wird aus Fig. 5, die schematisch den Spalt und die Filamentbewegung zeigt, verständlich. Das Filament wurde bei den Versuchen immer so orientiert, daß eine zur Ausgangslage A annähernd symmetrische Endlage E zu erwarten war. Wir sehen aus der schematischen Darstellung, daß sich nicht immer der gleiche Abschnitt des Filaments abbildet, vielmehr wird dies nur beim Anfangs- und beim Endabschnitt der Bewegung erreicht. Bei den mittleren Stadien der Bewegung dagegen wird eine mehr zur Filamentbasis liegende Zone vor dem Spalt stehen. Da nun die von der abgebildeten Zone zurückgelegte Strecke der Länge des Abstandes dieser Zone von der Filamentbasis proportional ist, wird ein Fehler möglich, der bei der Filamentstellung M sein Maximum erreicht. Eine Winkelgeschwindigkeit, die mit der im Stadium A gegebenen übereinstimmt, wird bei M auf der entstehenden Bewegungskurve eine kleinere, nämlich mit dem Faktor cos α multiplizierte Ordinatenveränderung bedingen. Das heißt gleichen Krümmungsgeschwindigkeiten entsprechen bei A und bei M Ordinatenveränderungen, die sich wie 1 : cos α verhalten, wobei α der halbe Winkel der Gesamtreaktion ist, also — da der Krümmungswinkel bis zu 35° betragen kann — höchstens 18° erreicht. Demnach werden die abgebildeten Ordinaten der Bewegungskurven bei gleichen Bewegungsgeschwindigkeiten im Höchstfall Unterschiede aufweisen, die sich wie 1 : 1—0,95 verhalten. Dieser Fehler von 5% fällt praktisch nicht ins Gewicht und ist für unsere Zwecke der Latenzzeitbestimmung ganz bedeutungslos.

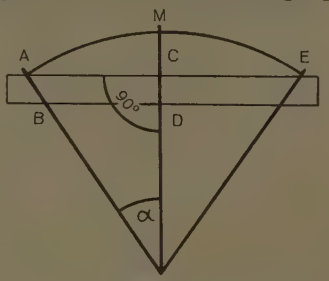


Fig. 5. Schema zur Berechnung des Fehlers, der bei der photographischen Registrierung des Bewegungsverlaufs entstehen kann. Das schmale Rechteck soll den Spalt wiedergeben. *A* die Anfangs-, *M* die Mittel- und *E* die Endlage des sich bewegenden Staubfadens. Daher ist α der halbe Winkel der Gesamtkrümmung. Bei *A* wird die Filamentzone *AB* photographisch abgebildet, bei *M* die Filamentzone *CD*; deren Entfernung von der Filamentbasis verhält sich zu der der erstgenannten wie cos α zu 1.

3. Die Dijkmansche Reaktion.

Der Unterschied von Dijkmans Messungen gegenüber den von mir veröffentlichten erklärt sich sicher nicht einfach durch einen von mir etwa unbeachtet gebliebenen Beobachtungsfehler. Die eigentliche, mehrere Sekunden andauernde seismonastische Bewegung, die ich als „Hauptreaktion" bezeichnen will, hat zweifellos eine Latenzzeit, aber dieser Hauptreaktion geht offenbar bei den Dijkmanschen Versuchen eine Teilreaktion voraus, die keine Latenzzeit besitzt. Diese Deutung wird durch Dijkmans Messungen ohne weiteres nahe gelegt: Die Bewegung (Fig. 1 a) beginnt zwar unmittelbar nach der Reizung (d. h. zwischen 0 und $^1/_{16}$ Sekunde nach der Reizung), dann wird aber sehr schnell, nämlich innerhalb der ersten Sekunde nach der Reizung ein Bewegungsstillstand erreicht und erst wenn (vom Zeitpunkt der Reizung gerechnet) gerade die Zeit abgelaufen ist, die ich früher als Latenzperiode ermittelte, beginnt (nach Dijkmans Messungen) eine erneute Bewegung, eben die Hauptreaktion, auf die sich meine Beobachtungen beschränkten. Die Zeitdauer, die nach Dijkmans Ergebnissen bis zum erneuten Beginn der Bewegung verstreicht, ist in der Tat ebenso groß wie die von mir (1929) für die gleiche Versuchstemperatur angegebene Latenzzeit (vgl. Tabelle 1)[1]).

Tabelle 1.

Zeit von der Reizung bis zum Beginn des zweiten Teils der Bewegung (nach Dijkman) bei 21°	0,75—0,9 Sek.
Latenzzeit bei 21° (nach Bünning)	0,7—0,8 Sek.

Es wird damit deutlich, daß sich die Ergebnisse nicht völlig widersprechen, sondern daß neben der Hauptreaktion auch eine mir entgangene, von Dijkman entdeckte Vorreaktion besteht, die ich kurz als „Dijkmansche Reaktion" bezeichnen will. Aus welchen Gründen konnte diese aber bei meinen Versuchen nicht festgestellt werden? Sollten sich die von mir untersuchten Blüten wirklich noch in einem Zustande befunden haben, der wenigstens für diesen Teil der Reaktion refraktär war? Um das zu prüfen, ließ ich die Blüten 2 Stunden oder noch länger unberührt in der Dunkelkammer stehen und reizte erst dann nach der auch früher benutzten Methode durch Filamentbiegung (entgegengesetzt der Reaktionsrichtung)

[1]) Ich beziehe mich hier auch auf die Fig. 69 bei Kostytschew-Went (1932), die ebenfalls eine von Dijkman durchgeführte, aber in seiner Arbeit nicht enthaltene Messung wiedergibt.

mittels einer Nadel. Die Dijkmansche Reaktion trat auch jetzt nicht ein. Das zeigt die Fig. 3, die den Zeitabstand zwischen Reiz und Reaktion deutlich erkennen läßt. Der Zeitpunkt der Reizung entspricht der kurzdauernden Unterbrechung auf der Bewegungskurve; diese Unterbrechung entsteht, weil bei der Reizung das Filament seine Lage durch die Berührung während der Reizung passiv so schnell verändert, daß eine photographische Registrierung nicht möglich ist. Nach weniger als $^1/_{10}$ Sekunde ist aber die Ausgangslage wieder erreicht, oder eine ganz unbedeutende, offenbar durch Gewebezerrung entstandene Verschiebung geblieben. Erst nach einer halben Sekunde oder später beginnt die Reaktion. Die Dijkmansche Reaktion müßte, sofern sie vorhanden ist, deutlich erkennbar sein, da die durch sie bedingte Lageveränderung des Filaments nach den von Dijkman mitgeteilten Versuchsresultaten fast ebenso groß sein kann, wie die durch die Hauptreaktion bedingte Veränderung. (Diese Proportion zwischen Hauptreaktion und Dijkmanscher Reaktion widerspricht nicht der geringen Dauer der letzteren; deren Geschwindigkeit ist nämlich viel größer als die der Hauptreaktion und dadurch wird die relativ große Amplitude erreicht.)

Durch den Ausfall dieser Versuche bestärkte sich meine Vermutung, daß der beschriebene Unterschied in den Versuchsergebnissen nicht durch die Beschaffenheit des Versuchsmaterials erklärlich wird, sondern durch die abweichende Versuchsmethode. In der Art der Reizung besteht nämlich in der Tat ein beträchtlicher Unterschied. Ich benutzte zur Reizung eine vorsichtige (zum Blüteninnern, d. h. entgegengesetzt der Reaktionsrichtung orientierte) Biegung des Filaments mit einer Nadel. Dijkman dagegen spannte in der Nähe des Filaments eine Uhrfeder und fixierte sie durch einen Stift in dieser Lage. Zur Reizung wurde der Stift fortgezogen, so daß die Feder zurückschnellte und dabei gegen die Außenseite des Filaments stieß, dieses somit zum Blüteninnern biegend. Also auch hier wurde eine Biegung entgegengesetzt zur Richtung der späteren Reaktion vorgenommen, aber offenbar mit viel größerer Energie und wohl gleichzeitig unter Hervorrufung einer ansehnlichen Erschütterung des Filaments.

Ich brauchte nun nicht einmal die gleiche Reizart anzuwenden wie Dijkman; schon wenn statt der vorsichtigen Biegung des Filaments ein stärkerer Stoß mit der Nadel ausgeübt wurde, trat sehr leicht die Dijkmansche Reaktion ein. Diese Vorkrümmung verlief dann in jeder Beziehung ebenso, wie sie ihr Entdecker beschrieben hat, also mit großer Geschwindigkeit, ohne Latenzzeit und mit kleiner (weniger als $^1/_2$ Sekunde) Gesamtdauer.

Natürlich lag die Vermutung nahe, daß die Mechanik der Dijkmanschen Reaktion ähnlich ist, wie sie früher für die Hauptreaktion ermittelt werden konnte, daß also eine Zellsaftauspressung stattfindet, die eine Verringerung des Zellvolumens und damit eine Verkürzung der basalen Filamentaußenseite nach sich zieht. Aus der photographischen Aufzeichnung des Bewegungsverlaufs konnte das freilich noch nicht erschlossen werden, wohl aber aus mikroskopischen Untersuchungen. Bei 70—80facher Vergrößerung wurde die Länge eines etwa 1,5 mm langen, durch natürliche Strukturen oder Tuschemarken abgegrenzten Abschnittes auf der Innen- und auf der Außenseite der Filamentbasis mit dem Zeichenapparat wiedergegeben. Dann wurde durch heftige Erschütterung (kräftiger Nadelstoß) so gereizt, daß die Dijkmansche Reaktion eintrat; unmittelbar nach deren Ablauf, also noch während der Latenzzeit der Hauptreaktion wurde die Verschiebung der genannten Marken mit Hilfe des Zeichenapparats angegeben. Hiernach wurden die Längenänderungen auf der Außen- und auf der Innenseite der Filamentbasis ausgemessen.

Tabelle 2.
Längenänderungen in der Reaktionszone während der Dijkmanschen Reaktion des Sparmannia-Filaments.

Nr. des untersuchten Filaments	Länge des im Basalteil durch Marken abgegrenzten Abschnittes in Millimetern			
	Filamentinnenseite		Filamentaußenseite	
	vor der Reaktion	nach der Reaktion	vor der Reaktion	nach der Reaktion
1	1,27	1,26	1,22	1,17
2	1,19	1,19	1,26	1,24
3	1,20	1,20	1,14	1,08
4	1,14	1,13	1,18	1,12
5	1,13	1,13	1,20	1,15
durchschnittliche Verkürzung in Prozent	0,3		4,0	

Das Ergebnis war, wie Tabelle 2 zeigt, eindeutig: Keine, oder nur eine sehr unbedeutende Längenänderung (Verkürzung bis zu 1 %) auf der Innenseite des Filaments; dagegen eine Verkürzung von 1—5 % an der Außenseite. Die Dijkmansche Reaktion erfolgt also ebenso wie die Hauptreaktion durch Volumverringerung der Zellen auf der seismonastisch reizbaren Außenseite der Filamentbasis. Auffällig ist jedoch, daß das Ausmaß dieser Zellverkleinerung bei den einzelnen Reaktionen so sehr verschieden sein

kann; das entspricht aber einer verschiedenen Stärke der Reaktion selber, also einem verschiedenen Krümmungswinkel bei der Dijkmanschen Reaktion. Ich habe solche Reaktionen zwischen 1° und fast 20° Krümmungswinkel beobachten können. Für diese Verschiedenheit ist allein die Reizstärke entscheidend und nicht etwa eine zufällig verschiedene Erregbarkeit der Objekte. Daß diese Erklärung zutreffend ist, wird ganz deutlich, wenn man solche Filamente, die nach einem Stoßreiz nur eine geringe Dijkmansche Reaktion ausgeführt haben, eine halbe Sekunde nach der ersten Reizung, also während der Latenzzeit der Hauptreaktion nochmals kräftig stößt, man beobachtet dann eine zweite, je nach der Reizstärke kräftigere oder schwächere Reaktion (Fig. 6), die ebenfalls der Hauptreaktion vorangeht.

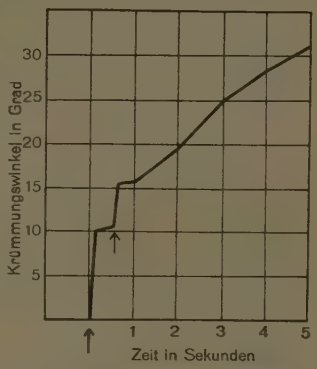


Fig. 6. Seismonastische Bewegung eines Sparmannia-Filaments. Zweimal kräftig gereizt, und zwar an den mit Pfeilen bezeichneten Zeitpunkten. Temperatur 19°. Die Hauptreaktion beginnt eine Sekunde nach der ersten Reizung. Vorher beobachtet man zwei Vorreaktionen, und zwar unmittelbar nach den beiden Reizungen.

Die Dijkmansche Reaktion folgt somit nicht dem Alles- oder Nichtstypus, dem sich die Hauptreaktion bekanntlich unterordnen läßt. Wir sehen eine deutliche Beziehung der Reaktionsgröße zur Reizstärke. Die Reizstärke entscheidet aber nicht nur über die Größe der Reaktion, sondern, wie bereits mitgeteilt wurde, auch darüber, ob diese Reaktion überhaupt stattfindet. Wo sie nicht stattfindet, war die Reizstärke nicht genügend hoch; das gilt auch für die von Dijkman selber beschriebenen Fälle, in denen man lediglich eine Hauptreaktion beobachtet, nämlich dann, wenn die Erregbarkeit infolge einer wenige Minuten zuvor durchgeführten Reaktion noch vermindert war. Ich fand, daß auch solche Filamente noch imstande sind, die Dijkmansche Reaktion auszuführen, jedoch nur, wenn man mit einer Nadel kräftig direkt auf die reizbare Filamentbasis stößt.

Es dürfte hiernach einleuchten, daß die Dijkmansche Reaktion dann eintritt, wenn durch starke Reizung schon ohne die normale Zwischenschaltung der komplizierten Erregungsvorgänge die Zellen mehr oder weniger direkt in den Zustand maximaler Erhöhung der Permeabilität versetzt werden. Bei schwächerer Reizung müssen erst

die normalen Erregungsvorgänge ablaufen, also die Bildung der Reizstoffe und deren permeabilitätserhöhende Wirkung in den nicht direkt gereizten Zellen. Diese Vorgänge steigern dann relativ langsam die Höhe der Erregung.

Mir scheint, daß diese Ergebnisse sich ohne Schwierigkeit aus meinen früheren Untersuchungsergebnissen über die Entstehung der seismonastischen Krümmung verständlich machen lassen. Um das zu zeigen, will ich von einer Kritik ausgehen, die Guttenberg (1932) neuerdings an einigen Punkten meiner Theorie der Seismonastie vorgenommen hat. Guttenbergs anregende Kritik scheint mir nämlich zum Teil auf einem Mißverständnis zu beruhen.

Ich hatte die Auffassung vertreten und begründet, daß die Reizung direkt eine mechanische Verletzung, wahrscheinlich ein Zerreißen des Tonoplasten bedingt, so daß dessen Semipermeabilität auf diese Weise aufgehoben wird. Wenn nun Guttenberg hiergegen den Einwand erhebt, daß er sofort nach der Reizung Plasmolyse erzielen konnte, dann wird dabei doch wohl übersehen, daß, wie ich auch angegeben habe, die Semipermeabilität sehr schnell, innerhalb weniger Sekunden wieder hergestellt wird und dann sogar gleich wieder eine lebhafte osmotische Wasseraufsaugung erfolgt. Es wird mit den üblichen Methoden unmöglich sein, durch plasmolytische Versuche, die nur weniger als 10 Sek. in Anspruch nehmen dürfen, das Fehlen semipermeabler Eigenschaften festzustellen; wir müssen uns hier mit den, wie mir scheint zwingenden Schlußfolgerungen aus anderen Tatsachen begnügen.

Vor allem aber hat Guttenberg wohl übersehen, daß ich scharf trenne zwischen der direkten Reizeinwirkung, die eine mechanische Zerstörung der Tonoplasten bedingt und der indirekten, infolge komplizierter Erregungsvorgänge ermöglichten Zerstörung der Semipermeabilität in den nicht direkt mechanisch beeinflußten Zellen.

Guttenberg (1932) schreibt: „Mechanische Verletzung der semipermeablen Membran ist überdies bei Reizleitung ausgeschlossen, hier müßten die Erregungssubstanzen zerstörend wirken . . . Ich möchte meinen, daß es in allen diesen Fällen zur Bildung von Erregungssubstanzen oder Reizstoffen kommt, die nun ihrerseits das Plasma beeinflussen." Nun schrieb ich aber selber (Bünning 1930): „Die mechanische Deformation, sagen wir z. B. die Zerreißung der semipermeablen Häutchen allein genügt keineswegs schon zur Erklärung der Permeabilitätserhöhung, schon aus dem Grunde nicht, weil das Permeabilitätsmaximum

nicht sofort, sondern erst einige Sekunden nach der Reizung erreicht wird. Es müssen weitere Änderungen stattfinden, . . . die anders entstehen, als die erste mechanische Deformation." Dann erörterte ich die Möglichkeiten über die Natur der Reizstoffe, die „weiter die Semipermeabilität zerstören." Ich bezeichnete es sogar als sicher, daß ein solcher Reizstoff wirksam ist. Weiter wurde dann gefragt, auf welchem Wege der Reizstoff die Veränderungen hervorrufen kann. Und in dieser Frage kam ich, namentlich auf Grund von Versuchen über die Beeinflussung der Erregbarkeit durch Salzlösungen zu der Ansicht, daß die Reizstoffe eine kolloidchemische Veränderung, nämlich anscheinend eine Koagulation der semipermeablen Häutchen bedingen.

Diese Einzelheiten können wir hier unbeachtet lassen, es kommt nur darauf an, daß zwischen der mechanischen Zerstörung der Tonoplasten in den reizaufnehmenden Zellen einerseits und der langsameren, mehrere Sekunden in Anspruch nehmenden Umwandlung der semipermeablen Häutchen durch die Wirkung der Reizstoffe in den nicht direkt gereizten Zellen andererseits scharf unterschieden worden ist. Die Differenz zwischen Guttenbergs Auffassung und der von mir vertretenen wird dadurch zum mindesten sehr gemildert.

Ich glaube nun behaupten zu dürfen, daß auf Grund dieser Überlegungen die Dijkmansche Reaktion geradezu ein bisher noch fehlendes Glied in der Beweiskette der von mir für richtig erachteten Theorie der Seismonastie darstellt. Die Annahme, daß nicht nur die durch Reizstoffe bedingte spätere Erregung auf einer Zerstörung der Plasmahäutchen bzw. ihrer semipermeablen Eigenschaften beruht, sondern auch die Reizaufnahme, also die bei der Reizung unmittelbar bedingte Veränderung, konnte ich bisher nur indirekt erschließen, in der Dijkmanschen Reaktion aber gelangt diese umittelbar mechanisch bedingte Zerstörung der semipermeablen Häutchen direkt zum Ausdruck, nämlich als eine Zellsaftauspressung, die sofort nach der Reizung beginnt und von deren Stärke abhängig ist.

Es bedarf nur noch die Frage einer Aufklärung, warum die Dijkmansche Reaktion lediglich bei sehr starker Reizung möglich ist. Daß diese Reaktion bei schwächerer Reizung nicht erfolgt, könnte zwei verschiedene Ursachen haben. Einmal wäre es denkbar, daß bei solchen, eben die Schwelle übersteigenden Reizen nur in einem kleinen Teil der reizbaren Zellen die Tonoplastenzerreißung entsteht, das würde dann, da die übrigen Zellen voll turgeszent bleiben, nicht zu einer merklichen Krümmung des Organs führen können. Es ist aber auch denkbar, daß die Beschädigung der semipermeablen Häutchen je nach der Reiz-

stärke verschieden groß ist. Man könnte etwa, wenn man sich an die Versuche von Chambers und Höfler erinnert, meinen, daß bei schwacher Reizung nur eine Verletzung der Tonoplasten entsteht, ein Schaden, der augenblicklich wieder behoben wird, während der Tonoplast dann, wenn er nicht nur verletzt, sondern auch erschüttert wird, koaguliert.

Chambers und Höfler (1931) fanden, daß angestochene Tonoplasten von Allium sich nach der Entfernung der Nadel sogleich wieder schließen. Eine Erschütterung dagegen bedingt Tonoplastenzerfall: „Wenn man eine Nadelspitze in den Tonoplasten einführt, . . . und erschüttert, z. B. durch einen leichten Schlag auf die Tischplatte, dann reißt der Tonoplast augenblicklich: die Vibration verträgt er nicht."

Wir wollen dieser Frage hier nicht näher nachgehen, und ich betone nur noch, daß jede der beiden angedeuteten Erklärungsmöglichkeiten auch damit übereinstimmt, daß die Dijkmansche Reaktion nicht dem Alles- oder Nichtstypus folgt. Bei direkten Plasmaschädigungen ist ja im Gegensatz zu manchen typischen Erregungsprozessen kein Grund für die Gültigkeit dieses Gesetzes ersichtlich.

Es bereitet somit keine Schwierigkeiten, die Möglichkeit der Dijkmanschen Reaktion aus den früher mitgeteilten Ergebnissen verständlich zu machen, also namentlich aus der Annahme einer mechanischen Verletzung der semipermeablen Vakuolenhaut in den reizaufnehmenden Zellen.

Guttenberg meint, es sei „noch nicht sicher entschieden, ob Flüssigkeit austritt, weil das Plasma permeabler wird, oder weil es sich kontrahiert. Auch im letzten Falle könnte ja nicht nur Wasser, sondern Zellsaft austreten." Gegen diese schon früher von Guttenberg und Weidlich vertretene Ansicht habe ich seinerzeit einige Einwände erhoben, weil ich der Auffassung war, daß der Zellsaft durch die gespannte Wand ausgepreßt wird und diese Auspressung durch eine Erhöhung der Permeabilität, die bis zum Semipermeabilitätsverlust führt, möglich wird. Jetzt scheint mir, daß die Auffassungen auch in diesem Punkt nicht so sehr voneinander verschieden sind. Guttenberg schreibt nämlich über den Flüssigkeitsaustritt bei gleichzeitiger Plasmakontraktion: „Das wäre aber keine eigentliche Permeabilitätserhöhung, unter der man doch ein gleichmäßiges Durchlässigerwerden versteht, vielmehr eine einfache Durchbrechung." Dies würde ja annähernd dem entsprechen, was ich für die Dijkmansche Reaktion annehme. Ob man aber eine Durchbrechung des Plasmas als Permeabilitätserhöhung bezeichnen soll oder nicht, das brauchen wir hier nicht zu untersuchen. Auf jeden Fall handelt es sich um einen Verlust der Semipermeabilität. Wo der aber eintritt, wo also der Protoplast nicht mehr vom Vakuoleninhalt gegen die Zellwand gepreßt wird, da kann sehr wohl eine Kontraktion des Protoplasten erfolgen. Wenn aber die Flüssigkeit nicht nur die Vakuole verläßt (Vakuolenkontraktion), sondern überhaupt die Zelle, dann kann das in unserem Fall nur an der Wirksamkeit des Wanddrucks liegen. — Unhaltbar ist

jedenfalls, wie ich schon früher ausgeführt habe, die von Weidlich geäußerte Vermutung, daß durch eine Kontraktion des Protoplasten Wasser ohne gelöste Substanz ausgepreßt wird.

4. Die Hauptreaktion.

Meine früheren Angaben über die Latenzzeit bei der Seismonastie bezogen sich alle auf die Hauptreaktion. Daß die Hauptreaktion überhaupt im Gegensatz zur Dijkmanschen Reaktion eine Latenzzeit besitzt, wird nach den Ausführungen der vorigen Abschnitte schon verständlich geworden sein: Während der zur Dijkmanschen Reaktion führende Semipermeabilitätsverlust direkt durch die mechanische Reizung bedingt wird und geradezu mit der Reizaufnahme identisch ist, wird der spätere Semipermeabilitätsverlust, der die Hauptreaktion hervorruft, erst durch die Wirksamkeit der Reizstoffe ermöglicht. Die Latenzzeit der Hauptreaktion ist erst beendet, wenn die durch Reizstoffe bedingte Erregung, also die Permeabilitätserhöhung, ein gewisses Ausmaß erreicht, nämlich bis zum Verlust der Semipermeabilität geführt hat.

Diese Tatsache, daß die Erregung der Hauptreaktion durch Reizstoffe hervorgerufen wird, erklärt wohl auch die große Dauer der Reaktion und des Refraktärstadiums bei der Hauptreaktion. Die Erregung kann erst zurückgehen, wenn die Reizstoffe wieder zerstört werden. Bei der Dijkmanschen Reaktion, die nicht durch Reizstoffe, sondern unmittelbar durch den mechanischen Reiz verursacht wird, ist das anders; und damit steht in Übereinstimmung, daß diese Reaktion nicht wie die Hauptreaktion mehrere Sekunden, sondern weniger als eine halbe Sekunde in Anspruch nimmt. Damit entfällt auch das Bedenken von Guttenberg, „daß das Refraktärstadium ziemlich lange dauert, die Bildung von Oberflächenhäutchen aber sehr rasch vor sich geht". Dies Bedenken wäre höchstens dann gerechtfertigt, wenn auch die Dijkmansche Reaktion nur langsam zurückgehen würde.

Bezüglich der inversen Hauptreaktion, die, wie in der Einleitung erwähnt wurde, unter bestimmten Bedingungen an die Stelle der normalen treten kann, wurde bereits erwähnt, daß sie in Übereinstimmung sowohl mit der Theorie als auch mit den Messungen von Dijkman und von mir ohne erkennbare Latenzzeit beginnt. Solche inverse Hauptreaktionen konnte ich (1931) auch bei Mimosa ermitteln, erzielte allerdings bei diesem Objekt im Gegensatz zu Sparmannia nur eine geringe Bewegung (bis zu 5°), und zwar lag das anscheinend zum Teil auch an der benutzten Methode der Erregbarkeitsherabsetzung. Eine Erregbarkeitsherabsetzung ist ja zur Ermöglichung umgekehrter Seismonastie unerläßlich. In der erwähnten Arbeit verwirklichte ich diese Bedingung durch eine wohl schädigende Übertragung der Gelenke in NaCl-Lösungen. Jetzt fand ich, daß die Umkehr der Bewegungsrichtung am Mimosengelenk auch schon dann beobachtet werden kann, wenn die Erregbarkeit

der Gelenke lediglich durch vorangegangene Reizung herabgesetzt wird. Nicht immer, aber doch recht häufig, beobachtet man bei hinreichend starker Stoßreizung der Blätter, deren Gelenke sich noch im Refraktärstadium befinden, je nach dem Grad der Herabsetzung der Erregbarkeit eine völlige Umkehr (Fig. 7 c), also eine Blatthebung statt der normalen Blattsenkung, oder eine vorübergehende Blatthebung, die der Senkung vorhergeht (Fig. 7 b). Die Angabe bezieht sich auf die Bewegungen, die durch die Reaktion der primären basalen Gelenke bedingt sind. Ähnliches hat übrigens auch schon Bose (1907) mitgeteilt[1]).

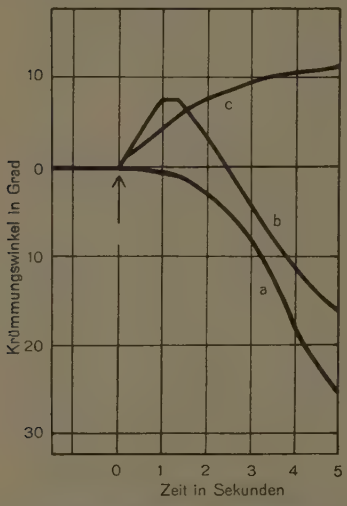


Fig. 7. Seismonastische Bewegung von Mimosa pudica (primäres Basalgelenk). Positive Ordinate bedeutet Krümmung nach oben, negative Ordinate Blattsenkung. a: normale Seismonastie; b und c: Reizung im Refraktärstadium.

Zur Registrierung der Mimosenbewegung diente mir die gleiche Registriertrommel, die auch bei den beschriebenen photographischen Aufzeichnungen benutzt wurde. Jedoch stellte ich die Trommel jetzt vertikal; ihre Oberfläche war mit berußtem Papier überzogen. Am Blattstiel wurde ein umgebogener Glasfaden befestigt, der mit dem Schreibhebel verbunden war, dieser ruhte ganz locker auf der berußten Trommeloberfläche; die Methode entsprach also ganz der bei der Aufzeichnung von Schlafbewegungen üblichen.

Die Abbildungen zeigen ohne weiteres die Übereinstimmung mit den früher beschriebenen Sparmannia-Reaktionen, namentlich auch hinsichtlich des Fehlens der Latenzzeit bei der umgekehrten Hauptreaktion. Auch bei den Sparmannia-Staubblättern ist ja, wie Dijkmans Versuche lehren, eine Reaktionsumkehr ohne Hinzufügung von Salzlösungen möglich, nämlich bereits bei Herabsetzung der Erregbarkeit infolge vorangegangener Reaktionen.

Die Möglichkeit der Bewegungsumkehr bei in Luft stehenden Mimosa- und Sparmanniapflanzen allein durch Vornahme der Reizung innerhalb des Refraktärstadiums mag zunächst befremden, weil doch zu diesen unter osmotischer Wasseraufnahme ablaufenden Bewegungen

1) Interessanterweise konnte die Möglichkeit einer Wasseraufsaugung bei Erhöhung der Wasserpermeabilität neuerdings von M. Brauner (1932) auch für die Gelenke von Phaseolus multiflorus nachgewiesen werden, und zwar nach einer durch Belichtung hervorgerufenen Permeabilitätserhöhung.

eine Saugkraftdifferenz zwischen den reagierenden Zellen und deren Umgebung erforderlich ist, und zwar derart, daß die reaktionsfähigen Zellen Wasser aufsaugen müssen oder doch mit größerer Lebhaftigkeit aufsaugen müssen, sobald die Permeabilität erhöht wird.

Nun beweist zwar schon der Ausfall der Versuche, daß solche Saugkraftdifferenzen tatsächlich bestehen; aber trotzdem ist es nicht überflüssig, die Gründe für das Entstehen dieser Unterschiede zu erörtern.

Es ist zwar richtig, daß bei der normalen, unter Zellverkürzung erfolgenden Reaktion Zellsaft ausgepreßt wird und daß dies eine Erschwerung der Wasseraufsaugung seitens der Zellen, die eben reagiert haben, bedingt. Die osmotische Saugkraft dieses Zellsaftes ist ja größer als die Saugkraft der gereizten Zellen, sie könnte, wenn nämlich kein verdünnter, sondern konzentrierter Zellsaft ausgeschieden wird, dem Wert der Inhaltssaugkraft dieser Zellen gleichkommen. Aber diese hohe osmotische Wirksamkeit des ausgepreßten Zellsaftes muß doch sehr bald wieder vermindert werden. Selbst wenn chemische Umsetzungen nicht stattfinden, so erfolgt doch ein allmählicher Ausgleich mit der Dampfspannung innerhalb der Interzellularräume, die ja ursprünglich mit der Saugkraft der Zellen übereinstimmte.

Wenn nun die Semipermeabilität der erregten Zellen wieder hergestellt ist, und wenn dann vielleicht sogar noch ein gewisser osmotischer Wasserentzug aus diesen Zellen seitens des ausgepreßten Zellsaftes erfolgen mag, so haben doch die gereizten Zellen infolge ihrer Wanddruckerniedrigung (Entspannung der Zellen) jetzt eine wesentlich höhere Saugkraft als die angrenzenden nicht gereizten Zellen, und sie werden jetzt aus diesen oder auch aus den Gefäßbündeln Wasser aufsaugen. Durch eine Erhöhung der Wasserpermeabilität muß sich die Geschwindigkeit dieses Ausgleichs der Saugkraftdifferenzen steigern lassen; und eben hierin besteht ja die Umkehr der Bewegungsrichtung, wenn die Reizung im ersten Abschnitt des Refraktärstadiums vorgenommen wird, also in einem Stadium, in dem Reizungen nur eine Erhöhung der Wasserpermeabilität, keinen Verlust der Semipermeabilität bedingen können.

Nun bleibt allerdings zu berücksichtigen, daß die Abnahme der Eigenspannung der Zellmembranen auf der Gelenkunterseite nicht notwendig im gleichen Ausmaß zu einer Erhöhung der Saugkraft zu führen braucht, denn im reagierenden Gelenk vergrößert sich zugleich die Oberseite, die dadurch möglicherweise einen kräftigeren Druck auf die Unterseite ausübt als vorher. Dieser Druck würde dann ebenso wie die Wandspannung auf den unterseitigen Zellen lasten und demgemäß

deren Saugkraft vermindern. Wenn trotzdem, wie die Beobachtungen über die Wasserverschiebung im Gelenk nach Erhöhung der Wasserpermeabilität zeigen, offenbar eine Erhöhung der unterseitigen Saugkraft entsteht, so darf man daraus wohl schließen, daß sich bei der seismonastischen Reaktion der Wanddruck der Zellen in der Gelenkunterseite stärker vermindert als sich der von der Oberseite auf die Unterseite ausgeübte Druck vermehrt.

Diese Betrachtung steht auch mit Weidlichs (allerdings, wie wir sehen werden, nicht ganz zuverlässigen) Angaben überein, nach denen sich der Wanddruck auf der Unterseite der Gelenke von Mimosa nach der Reizung von 3,11 auf 2,52 Atm. verringert, aber die Saugkraft der Zellen von 15,75 auf 17,50 Atm. ansteigt.

Die Saugkraftverhältnisse werden es also ermöglichen, daß bei einer Erhöhung der Wasserpermeabilität auf der Unterseite die Zellen dieser Gelenkseite lebhafter Wasser aufsaugen als zuvor. Damit wird die Möglichkeit der schnellen und ziemlich starken inversen Seismonastie aber erst zum Teil verständlich. Wenn die Zellen der Unterseite vermöge ihrer Saugkraft innerhalb weniger Sekunden relativ große Wassermengen aus den Gefäßbündeln aufzusaugen vermögen, so setzt das einen geringen Wiederstand des Gewebes im Gelenk voraus. Daß diese Bedingung aber tatsächlich verwirklicht ist, läßt sich schon aus anderen Erfahrungen ableiten; ich denke hier an bestimmte Messungen Weidlichs (1930). Beim Mimosengelenk führt die Entspannung der Unterseite zu einer Vergrößerung der Zellen auf der Oberseite. Das ist als der Erfolg einer Saugkrafterhöhung dieser Seite anzusehen. Wenn Weidlich das auch nicht direkt ausspricht, so können wir es doch aus seiner Meinung erkennen, daß die Verlängerung im ungereizten Zustand verhindert wird durch den Gegendruck der turgeszenten Unterseite. So wie dieser bei der Reizung aufhört, ist für die Oberseite die Möglichkeit einer Vergrößerung ihrer Zellen geboten. Dieser Fortfall des Gegendrucks bedeutet nichts anderes als eine Erhöhung der oberseitigen Saugkraft. Denn die Saugkraft dürfen wir hier nicht einfach nach der Gleichung $Sz = Si - W$ berechnen. Das ist darum nicht zulässig, weil der Gegendruck der Unterseite als zusätzliche Außenkraft A im gleichen Sinne saugkraftvermindernd wirkt, wie der aktive Wanddruck, so daß wir hier die von Ursprung (1932) angegebene Saugkraftgleichung $Sz = Si - (W + A)$ anwenden müssen. Wenn bei der Durchführung der Reizbewegung, also bei einer Verringerung der unterseitigen Turgeszenz der zusätzliche Druck A fortfällt, so kann die Saugkraft der oberseitigen Zellen dann statt nach der Gleichung

Sz = Si — (W + A) schon nach deren Spezialfall Sz = Si — W berechnet werden. Weidlich hat diese Verhältnisse nicht genügend beachtet[1]).

Sein Ergebnis, daß die Saugkraft der Zellen auf der Gelenkoberseite während der Reaktion eine Verminderung von 17,5 auf 14,0 Atm. erfährt, ist daher nicht einwandfrei. Die von Weidlich ausgeführten Messungen zeigen nur die Saugkraft, die die Zellen nach der Anfertigung der Schnitte besitzen[2]) Bei der Herstellung dieser Schnitte muß aber natürlich der aus der unterseitigen Turgeszenz erklärliche zusätzliche Druck, dessen Vorhandensein Weidlich selber angibt, fortfallen. Nur wenn, wie im gereizten Zustand, dieser zusätzliche Druck nicht mehr vorhanden ist, liefern die Messungen an Schnitten ein brauchbares Bild. Was Weidlich als Saugkraft der oberseitigen Zellen im ungereizten Gelenk angibt, ist nichts anderes als die Saugkraft, die die Zellen nach der Reizung, also nach Fortfall des vom unterseitigen Turgordruck bedingten Widerstandes haben würden, wenn der Oberseite kein Wasser zur Verfügung stände, um die sprunghafte Erhöhung der Saugkraft wieder auszugleichen. Tatsächlich aber können diese Zellen, wie auch Weidlich angibt, aus dem nahen Hadrom des Gefäßbündels sofort Wasser aufnehmen; die Verlängerung der Gelenkoberseite bei der seismonastischen Reaktion ist also eigentlich nichts anderes, als die sofortige Ausgleichung einer gerade entstehenden Saugkrafterhöhung.

Auf diesen Nachweis, daß eine im Gelenk entstehende Saugkraftdifferenz sehr schnell durch Wasserverschiebung ausgeglichen werden kann, kam es uns hier ja an. Es wird uns jetzt verständlich, warum die Erhöhung der Wasserpermeabilität, die bei Reizung im Zustand herabgesetzter Erregbarkeit eintritt, zu einer schnellen und ansehnlichen inversen Reaktion (verbunden mit einer Vergrößerung der Gelenkunterseite) führen kann.

---

1) Weidlich schreibt zwar: „Bei Vernachlässigung der . . . Außenkräfte (Gewebespaunung usw.) erhalten wir nach Ursprung: Saugkraft der Zelle = Saugkraft des Inhalts — Wanddruck.“ Damit wird aber das vernachlässigt, was gerade bei der Untersuchung der Gelenke hervorragend wichtig ist.

2) Lloyd und Úlehla (1926) haben eine Beobachtung beschrieben, die sehr deutlich erkennen läßt, daß die Saugkraft sich beim Fortfall des zusätzlichen Außendruckes erhöht: Werden aus dem Parenchym der Meeresalge Postelsia palmaeformis einzelne Stücke herausgeschnitten und wieder in Meerwasser übertragen, so vergrößern sie ihr Volumen unter Wasseraufnahme.

Zusammenfassung.

Bei starker Reizung der seismonastisch empfindlichen Filamente von Sparmannia beginnt (den Ergebnissen Dijkmans entsprechend) die Krümmung ohne erkennbare Latenzzeit; nach schwächeren, nicht so weit über der Schwelle liegenden Reizen verstreicht zunächst die bekannte Latenzzeit. Dieser Unterschied erklärt sich aus der Überlagerung zweier verschiedenartiger Reaktionen, von denen eine (die bekannte Hauptreaktion) eine Latenzzeit besitzt, die andere (Dijkmans Vorreaktion) aber nicht. Die Vorreaktion ist nur bei starken Reizen möglich, darum beginnt nur dann die Reizbewegung sofort nach der Reizung.

Die Vorreaktion ohne Latenzzeit ist nichts anderes als die unmittelbare Folge der Reizaufnahme, also das Ergebnis einer Zellsaftauspressung, die vor Ablauf der normalen Erregungsprozesse schon allein durch die direkt mechanisch bedingte Zerstörung der semipermeablen Häutchen möglich wird, während die Hauptreaktion ja erst beginnt, wenn die entstehenden Reizstoffe die Permeabilität auch in den nicht direkt gereizten Zellen genügend erhöht haben.

Früher wurde eine inverse Hauptreaktion beschrieben, die statt der normalen dann eintritt, wenn bei herabgesetzter Erregbarkeit gereizt wird: wenn nämlich die Reizung keinen Semipermeabilitätsverlust, sondern nur eine Erhöhung der Wasserpermeabilität verursacht, und wenn die Voraussetzung erfüllt ist, daß die Saugkraft der erregbaren Zellen größer ist, als die Saugkraft ihrer Umgebung, wenn also eine Erhöhung der Wasserpermeabilität den Ausgleich einer Saugkraftdifferenz fördern kann.

Diese inverse Hauptreaktion, also Wasseraufsaugung statt Zellsaftauspressung, ist bei Sparmannia und Mimosa schon dann möglich, wenn die Reizung im Refraktärstadium vorgenommen wird, d. h. nach einer Verminderung der Erregbarkeit durch eine vorangegangene Reizung. Die Bedingung dafür müßte sein, daß die reizbaren Zellen im Refraktärstadium normalerweise eine höhere Saugkraft besitzen als zuvor. Es wird aus dem Reaktionsmechanismus verständlich, wodurch diese Bedingung tatsächlich verwirklicht ist.

Die hier erforderliche Voraussetzung, daß eine im Gelenk entstehende Saugkrafterhöhung sehr schnell durch Wasserverschiebung ausgeglichen werden kann, ist, wie sich auch aus anderen Erfahrungen entnehmen läßt, tatsächlich verwirklicht.

Literaturverzeichnis.

Bose, J. Ch., Comparative Electro-Physiology. London 1907.

Brauner, M., Untersuchungen über die Lichtturgorreaktionen des Primärblattgelenkes von Phaseolus multiflorus. Planta **18**, 288 (1932).

Bünning, E., Untersuchungen über die Seismoreaktionen von Staubgefäßen und Narben. Zeitschr. f. Bot. **21**, 465 (1929).

— Die Reizbewegungen der Staubblätter von Sparmannia africana. Protoplasma **11**, 49 (1930.)

— Über die Erregungsvorgänge bei seismonastischen Bewegungen. Planta **12**, 545 (1931).

Chambers und Höfler, Micrurgical studies on the tonoplast of Allium Cepa. Protoplasma **12**, 338 (1931).

Dijkman, M. J., The movements of the filaments of Sparmannia africana. Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam **34**, 1051 (1931).

Guttenberg, H. von, Wachstum und Bewegungserscheinungen. In „Fortschritte der Botanik" **1**, 202 (1932).

Höfler, K., Das Permeabilitätsproblem und seine anatomischen Grundlagen. Ber. d. D. Bot. Ges. **49**, (79) (1931).

Kostytschew, S. und Went, F. A. F. C., Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. Bd. II. Berlin 1931.

Lloyd, F. E. und Úlehla, V., The rôle of the wall in the living cell as studied by the auxanographic method. Transact. Royal Soc. Canada **20**, Sect. V, 45 (1926).

Nuernbergk, E. und Du Buy, H. G., Über Methoden zur Analyse von Wachstumserscheinungen. Rec. des trav. bot. néerl. **27**, 417 (1930).

Ursprung, A., Osmotische Zustandsgrößen. Handwörterbuch der Naturwissenschaften. 2. Aufl. Bd. 7. Jena 1932.

Weidlich, H., Die Bewegungsmechanik der Variationsgelenke. Bot. Arch. **28**, 219 (1930).

Zur Entwicklungsgeschichte von Thesium montanum Ehrh.

Von **Heinrich Schulle.**

Mit 13 Abbildungen im Text.

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Jena.)

Einleitung.

Die bisherigen Studien der einheimischen Santalaceengattung Thesium haben einmal der Erforschung des Parasitismus in anatomischer Richtung gegolten, dann vor allem die Verfolgung der Entwicklung von Blüte, Embryosack und Embryo zum Ziele gehabt. Was den Parasitismus anbetrifft, kann auf die umfassenden Arbeiten von Solms-Laubach (1868) und Leclerc du Sablon (1887) verwiesen werden (vgl. die Zusammenfassung von Sperlich, 1925). Die Untersuchungen der Ausbildung der Fortpflanzungsorgane sind dagegen unvollständig und zum Teil auch mit veralteten Mitteln ausgeführt. Zur Nachprüfung und Ergänzung unserer Kenntnis der Gattung habe ich deshalb die vorliegenden Untersuchungen an Thesium montanum Ehrh. durchgeführt.

Im folgenden wird zunächst die Entwicklungsgeschichte der Blüte dargestellt und dabei näher auf die zytologischen Verhältnisse bei der Bildung des Pollens und des Embryosackes eingegangen werden. Es folgt darauf eine Schilderung der Umwandlung der Blüte zur Frucht und der Entstehung von Embryo und Endosperm, an die ich meine Beobachtungen bei der Keimung anschließen will. Den Abschluß sollen dann einige Beiträge zur Anatomie der erwachsenen Pflanze bilden.

I. Die Entwicklung der Blüte bis zu ihrer Entfaltung.

1. Anlage und Formgebung der Blüte.

Über die Entwicklungsgeschichte der Blüte von Thesium montanum liegen in der Literatur keine Angaben vor, wohl aber für verschiedene andere Arten der Gattung. Für Thesium humifusum hat Baillon (1868) den Entwicklungsgang der Blüte beschrieben und auch in einer Reihe von plastischen Darstellungen wiedergegeben. Diese Zeichnungen sind in der gleichen Art und Güte wie die in Payers „Traité d'organogénie comparée de la fleur" (1857) ausgeführt; sie können als Ergänzung zu der folgenden Betrachtung der Blütengestaltung von Thesium montanum dienen, da die dargestellten Stadien, besonders die jüngeren, sich kaum von denen dieser Spezies unterscheiden. Im Zusammenhange mit seinen embryologischen Untersuchungen an Thesium divaricatum hat dann noch Guignard (1885) Beobachtungen über die Blütenbildung mitgeteilt. Schließlich seien die anatomischen Studien von van Tieghem (1869) an der Blüte von The-

sium linophyllum erwähnt. Allerdings können wir der Deutung, die dieser Forscher für das gegenseitige Verhältnis der einzelnen Blütenblattkreise aus dem Gefäßbündelverlauf gab, nicht folgen.

Zuerst soll ein Überblick über die Entstehungsfolge der einzelnen Blütenorgane am Vegetationspunkt gegeben werden. Dieselbe wurde ebenso wie die weitere Entwicklung größtenteils an Mikrotomschnitten verfolgt. Das Untersuchungsmaterial wurde auf den Höhen um Jena, wo Thesium montanum häufig ist, gesammelt. Als Fixierungsmittel wurden meist die von Gilson und von Bouin benutzt. Die Präparate wurden mit Hämatoxylin nach Heidenhain gefärbt, um auch für zytologische Untersuchungen geeignet zu sein.

Schon die jüngsten Stadien der Blüte, wie wir sie an den Enden der Haupt- und Nebenachsen des rispenartigen Blütenstandes finden, kann man als solche erkennen, auch wenn an ihnen kaum etwas von Blattgebilden zu beobachten ist: Die Vorblätter und das auf seinen Achselsproß hinaufgewachsene Deckblatt bilden bekanntlich bei Thesium ein Involukrum, vorausgesetzt, daß erstere nicht wieder zu Deckblättern eines anderen Blütenstieles geworden und dann an diesem hinaufgewachsen sind. Wenn man also an einem jungen Infloreszenzzweige kleine Blättchen in einem Wirtel vereint vorfindet, muß der Vegetationspunkt über diesem Involukrum eine Blütenanlage darstellen.

Ein solcher Fall liegt bei der mittleren Knospe von Fig. 1 a vor, die uns einen Längsschnitt durch eine Infloreszenzspitze wiedergibt. Ihr Vegetationspunkt, eine halbkugelige Kuppe, läßt auf seiner Oberfläche noch keine Ausgliederungen erkennen. Er wird von den unmittelbar unter ihm entspringenden Hochblättern überdeckt. An der etwas älteren linken Knospe von Fig. 1 a sehen wir, daß ein wenig unterhalb der Spitze des Vegetationspunktes und in gleicher Entfernung von dieser beiderseits schwache Vorwölbungen entstehen. Diese haben wir, wie aus den folgenden Beobachtungen hervorgeht, als die Anlage des Perigons anzusprechen. — Andere Schnitte zeigen, daß sie als fünf regelmäßig angeordnete kleine Hügel den zentralen Vegetationspunkt umgeben. Auf diese gleichmäßige Entstehung hat schon Baillon (1868) hingewiesen. — Bei der Weiterentwicklung wächst die embryonale Blüte in die Breite und erhält dadurch die Form eines etwas abgeflachten Köpfchens, wie in der dritten Knospe von Fig. 1 a. Die Blüttenhülle ist hier deutlicher geworden.

Auf die drei ersten Blütenknospen folgt im gleichen Blütenstande die in Fig. 1 b dargestellte Knospe. Sie hat sich aus der Achsel ihres Hochblattes herausgehoben und dabei erheblich an Umfang zugenommen. Ihre Perigonblättchen haben sich vergrößert, und schon hat sich der nächste Blütenblattkreis, das Andröceum, ausgegliedert. Dicht vor

jedem Gliede des äußeren Kreises und wiederum gleichzeitig sind die Staubblattanlagen entstanden. Sie haben die Gestalt von rundlichen steilen Höckern und werden von den Zipfeln der Blütenhülle überdeckt. Zwischen ihnen ist in der Mitte der Knospe der Vegetationspunkt wieder zu einer halbkugeligen Erhebung herangewachsen.

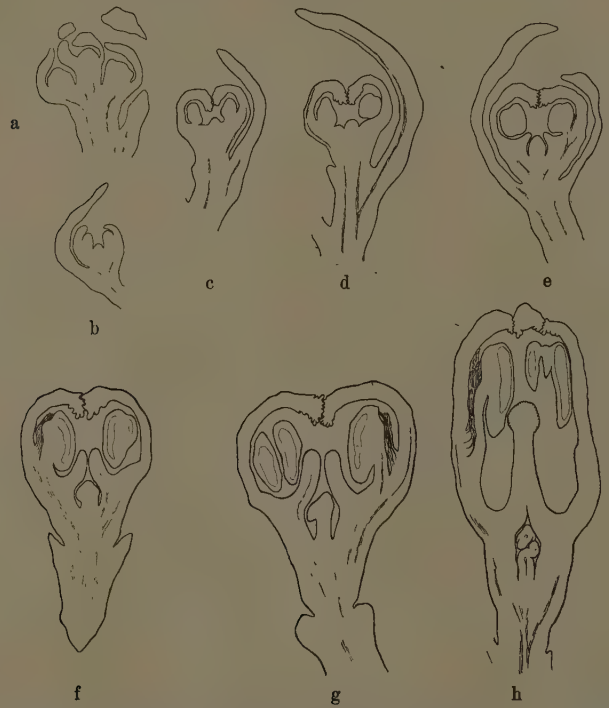


Fig. 1. Entwicklungsfolge junger Blütenknospen in Längsschnitten. — a: Beginn der Ausbildung des Perigons in den Knospen an der Spitze eines Blütenstandes; b, c: Entwicklung von Perigon und Andröceum; d: Anlage des Gynäceums; e: Entstehung der Fruchtknotenhöhle und der Zentralplazenta; f, g: Streckung der Knospe; h: Knospe kurz vor der Entfaltung, durch Verwachsung der Karpelle ist der Griffel entstanden. — Vergr.: a—g 35fach; h 17fach.

Während sich dann die ganze Blütenknospe vergrößert, wachsen die Perigonzipfel besonders stark und werden in ihrer Form ausgeprägter. Im folgenden Stadium, Fig. 1 c, haben sie ihre wulstige Form mit der von konkaven Blättchen vertauscht. Diese stehen dicht gedrängt nebeneinander und behalten diese Stellung in ausgesprochen valvater Knospendeckung auch weiterhin. Sie haben sich in ihrer Längs-

richtung stark gestreckt und über dem Blütenscheitel eingekrümmt. An den Staubgefäßanlagen lassen sich bereits die Umrisse der späteren Pollensäcke erkennen. Sie sind durch Streckung des unteren und verwachsenen Teiles des Hüllblattkreises, dem sie aufsitzen, ein Stück emporgehoben worden. Man sieht infolgedessen den Vegetationspunkt frei auf dem Boden der Knospe stehen.

Mit dem nächsten Entwicklungsschritt (vgl. Fig. 1 d) entsteht rings um den Scheitel der Blüte eine zunächst nur wenig auffallende Erhebung. Sie erstreckt sich zuerst über den ganzen Blütenboden hin, so daß es aussieht, als versinke der zentrale Teil. Dann aber wachsen vorzugsweise die inneren Ränder und bilden einen Ringwall um die Mitte. Wir erkennen in dieser neuen Anlage die miteinander verwachsenen Fruchtblätter. Und auch die Bestimmung des Vegetationskegels ist jetzt klar geworden: Aus ihm geht die Zentralplazenta mit den Samenanlagen hervor. Wenn wir im folgenden die genannten jungen Bildungen mit diesen Ausdrücken bezeichnen, so soll damit nicht entschieden sein, ob und in welchem Maße die Blütenachse neben den Fruchtblättern am Aufbau der zentralen Plazenta beteiligt ist.

Während sich das Perigon unter Beibehaltung seiner Form streckt, bekommt das Andröceum erst jetzt seine endgültige Gestalt. Nachdem im letzten Stadium an den Antheren die Umrisse der Pollensäcke hervorgetreten sind, werden nunmehr, wie in Fig. 1 e, auch die Filamente deutlich. Ebenso ist jetzt das Gynäceum in lebhafter Ausbildung seiner Teile begriffen. Der Ringwall der Karpelle hat sich soweit erhöht, daß er bereits die Plazenta überragt. Diese ist zu einem rundlichen Zapfen ausgewachsen, an dem wir unterhalb der Spitze zunächst noch als schwache Ausbeulungen die künftigen Samenanlagen wahrnehmen können.

In der Basis der Zentralplazenta und im oberen Teile der Karpelle befinden sich Zonen stärkeren Wachstums. Ihre Tätigkeit verursacht im wesentlichen die Umgestaltung des Gynäceums in den folgenden Entwicklungsstufen. In Fig. 1 f hat sich die Plazenta zu einer kurzen Säule entwickelt. Über dieser haben sich die stark verlängerten Fruchtblätter zusammengeneigt und lassen zwischen sich nur einen engen Kanal frei. Im gleichen Sinne geht die Ausgestaltung dieser Teile weiter. In Fig. 1 g ist die Plazenta schlanker und die von den Karpellen gebildete Röhre länger geworden. Kennzeichnend für die letzten Entwicklungsstufen ist auch eine Streckung im unteren Teile des Fruchtknotens, durch die eine birnförmige Gestalt der Knospe zustande kommt.

Fig. 1 h zeigt uns noch ein letztes Stadium vor der Entfaltung der Knospe. Diese ist durch Dehnung aller Teile erheblich vergrößert

worden. Die Blütenhüllblätter haben sich weiter verlängert, im besonderen durch Wachstum des unteren verwachsenen Teiles. Dadurch ist der Blütengrund becherartig geworden, und die Staubgefäße, die sich schon durch Streckung ihrer Filamente verlängert haben, sind noch mehr in die Höhe gehoben worden. Der jüngste Blattkreis, das Gynäceum, hat seine Entwicklung nahezu vollendet. Die bisher nebeneinander herwachsenden oberen Enden der Fruchtblätter sind zu einem Griffel verschmolzen, der in einer kopfförmigen Narbe endigt. Damit ist die Höhlung des Fruchtknotens geschlossen. Die lebhaft wachsende Plazentensäule hat sich darin mehrmals schraubenförmig gewunden.

Fig. 2. Längsschnitt durch die Blüte, den Verlauf der Leitbündel zeigend. — Vergr.: 14fach.

Ein verstärktes Wachstum der Innenseite der Perigonzipfel veranlaßt schließlich die Öffnung der Blütenknospe. Mit der Entfaltung erreichen die einzelnen Blütenteile die endgültige Größe und Gestalt, wie sie uns Fig. 2 zeigt. Auffallende Veränderungen sind neben der allgemeinen Größenzunahme die Verlängerung des unteren Teiles der Hüllblätter und eine Streckung der Filamente. Infolgedessen überragen die Staubgefäße die kugelige Narbe um ein Stück, eine Tatsache, auf die wegen entgegengesetzter Angaben in der Literatur besonders hingewiesen sei.

Zur Ergänzung unserer Betrachtung der Entwicklung der Blütenglieder in ihrem gegenseitigen Verhältnis will ich noch auf einige Abweichungen vom geschilderten normalen Blütenbau eingehen. In der Regel ist das glockige Perigon bis über die Mitte fünfspaltig, und jedem Zipfel superponiert steht eine Anthere. Es kommen aber auch bisweilen Blüten vor, die durch Einschaltung eines Sektors sechsstrahlig geworden sind. Häufiger noch sind solche, bei denen ein Zipfel und das mit ihm gepaarte Staubblatt ausgefallen sind, und die dadurch ganz regelmäßig vierzählig geworden sind. Von diesen beiden Fällen finden sich auch Übergänge zu der wohl ursprünglichen fünfzipfligen Form, Blüten, die ein ± tiefgespaltenes Blütenhüllblatt besitzen. Solche „zweispaltigen Blätter erscheinen", wie Goebel (1928, S. 446 bzw. 1923, S. 1582) sagt, „als ein nicht vollständig geglückter Versuch, statt eines Blattes deren zwei zu bilden", und umgekehrt. Je nach dem Zeitpunkte, in welchem eine Spaltung bzw. Verwachsung im Perigon auf-

getreten ist, stehen vor dem betreffenden Zipfel ein oder zwei Antheren. Der letzte Fall kommt nur selten vor; ich fand eine derartige Blüte nur ein einziges Mal. In ihr war die eine der beiden Antheren verkrüppelt.

Durch die Gestalt und die Anordnung der verschiedenen Organe ist der Leitbündelverlauf wesentlich beeinflußt. Ich will deshalb an dieser Stelle noch einen kurzen Überblick über das Bündelsystem geben, ohne dabei auf seine Entwicklung und auf Einzelheiten seines Baues einzugehen. Zur Erläuterung diene Fig. 2. Die Gefäßbündel des Blütenstieles werden beim Eintritt in den Fruchtknoten aufgeteilt. Fünf Bündel steigen in den äußeren Schichten des Fruchtknotens aufwärts und enden als die Mittelnerven in den Perigonzipfeln; Seitennerven begleiten sie. In einer weiter innen gelegenen konzentrischen Lage des Fruchtknotengewebes laufen die drei Hauptnerven der Fruchtblätter nach oben und treffen sich im Griffel wieder. Es bleiben nun noch wenige Gefäße des Stieles übrig; sie vereinigen sich in der Achse zu einem schwachen Bündel, um dann in die Zentralplazenta einzutreten. Von den Hauptnerven der Blütenhülle zweigen sich an den Stellen, wo die Staubgefäße inseriert sind, die Leitbündel der Antheren ab.

2. Äußere und innere Ausgestaltung der einzelnen Blütenglieder.

a) Das Perigon.

Das Perigon, das als erster Blattkreis am Vegetationspunkt angelegt wird und sich schnell entwickelt, erfährt auch zuerst seine innere Ausgestaltung.

Die erste Differenzierung des einheitlichen Urmeristems tritt ungefähr in einer Blütenknospe vom Alter der in Fig. 1c abgebildeten auf. In dieser kann man im unteren Teile jedes Perigonblättchens deutlich die primären Meristeme unterscheiden. Ein Strang von langgestreckten engen Zellen, das Prokambium für die Leitbündel, hebt sich deutlich von dem Grundmeristem ab, das das Mesophyll des Blütenblattes zu bilden hat. Die Oberfläche der Blattanlagen ist von einem gleichmäßigen Protoderm bedeckt. Im Zusammenhang mit der Krümmung der Blättchen sind dessen Zellen auf der konkaven Innenseite etwas schmaler als außen.

Die Umwandlung der Meristeme zu Dauergeweben geht nicht einheitlich vor sich. Einzelne Zonen können vor anderen fertiggestellt werden, und in diesen kann die Entwicklung anders verlaufen als in jenen. Einen Überblick über die Ausgestaltung der Blütenhülle gibt uns Fig. 3a, die einen Schnitt durch das fertige Perigonblatt wiedergibt.

Der verwachsene untere Teil der Blüttenhülle ist in seinem Bau deutlich von den freien Zipfeln verschieden. Er ist verhältnismäßig einfach gebaut und zeigt keine Besonderheiten. Dagegen haben jene ± die Struktur und das Aussehen von Blumenblättern angenommen. Sie besitzen ein lockeres Mesophyll, das in seinen unteren Lagen von einem Gefäßbündel durchzogen wird. Ihre Oberseite ist dicht mit Papillen besetzt. An den Rändern jedes Zipfels sind diese zu längeren Trichomen ausgewachsen; besonders fallen sie an den Spitzen auf, wo sie zu einem Büschel vereint sind. Eine andere bemerkenswerte Ausgestaltung der Oberhaut ist ein Bündel von großen einzelligen Haaren hinter jeder Anthere.

Die zuletzt genannten Zellformen der Epidermis sind die ältesten Umbildungen des Protoderms und der Blütenmeristeme überhaupt; auf sie sei deshalb zunächst näher eingegangen.

Die Entwicklung der haarartigen Gebilde an den Rändern des Perigons geht folgendermaßen vor sich: Die jungen Blütenhüllblättchen stehen, wie schon erwähnt wurde, dicht gedrängt nebeneinander. Infolgedessen sind die Zellen der Oberhaut an den sich berührenden Seitenkanten so fest aufeinander ge-

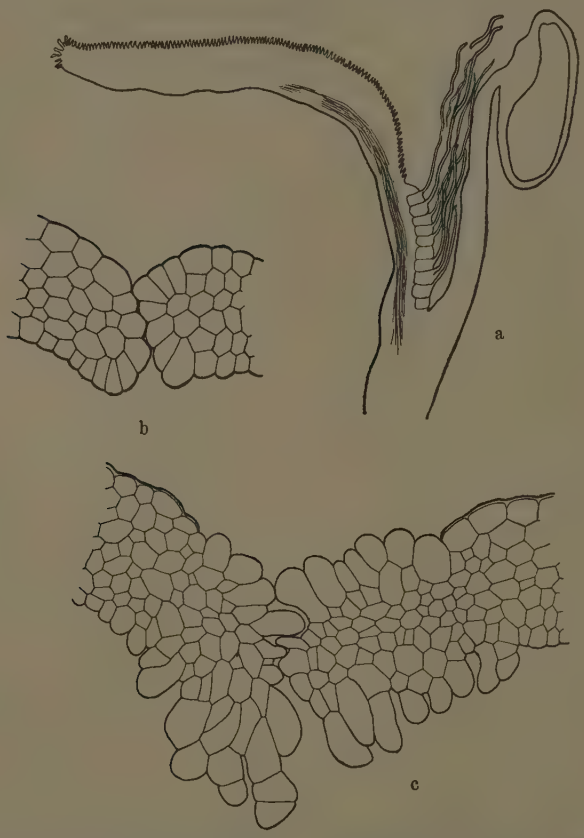


Fig. 3. Ausgestaltung des Perigons. — a: Längsschnitt durch ein Blütenhüllblatt und das ihm aufsitzende Staubgefäß; vergrößerter Ausschnitt aus der in Fig. 2 dargestellten Blüte; b—d: Nahtverbindungen der Perigonblätter in der Blütenknospe, b: Entstehung der Zellnaht zwischen den Seitenkanten der Hüllblätter; c: Knospenverschluß am Scheitel und Ausbildung der Papillen auf der Oberseite der Blütenhüllblätter. Vergr.: a 35fach; b 335fach; c 250fach.

fügt, daß es im Schnitt (Fig. 3b) den Anschein erweckt, als ob sie miteinander verwachsen wären. Bald bildet sich zwischen den Blättchen ein fester Verband aus, und zwar dadurch, daß die jungen Epidermiszellen ihre Außenwände stark vorwölben, also zu Trichomen werden, die dann ineinandergreifen. Eine ganz ähn-

liche Verbindung entsteht zwischen den oberen Rändern der Perigonzipfel. Sie kommt hier insofern etwas anders zustande, als die Oberhautzellen sich schon vor der gegenseitigen Berührung der Hüllblätter ausstülpen. Schon wenn sich die Blätter über dem Blütenscheitel eingekrümmt haben, werden auf ihren äußersten

Rändern und auf den benachbarten eingeschlagenen Teilen ihrer Außenseite kleine Papillen ausgebildet (vgl. Fig. 1c). Dann entstehen auch auf der Innenseite nahe dem oberen Blattrande solche papillenartigen Auswüchse (Fig. 1d). Auf der Stirnseite ist ihre Ausbildung am weitesten fortgeschritten. Die haarartigen Gebilde werden schließlich durch das Längenwachstum der Zipfel ineinander geschoben, und es kommt ein inniger Knospenverschluß zustande. Fig. 3c zeigt uns den Beginn einer solchen „Verzahnung". Die zartwandigen Epidermiszellen sind zu ± hohen Papillen ausgewachsen, bisweilen auch durch das Auftreten von Querwänden mehrzellig geworden. Sie greifen stellenweise ineinander und bilden ein zunächst noch lockeres Gefüge. Bald entwickelt sich daraus ein fester und fester werdender Verband (vgl. auch Fig. 1f, g), der schließlich ganz den Nahtverbindungen entspricht, die Raciborski (1895) an den Kanten von valvaten Hüllblättern verschiedener Blütenknospen studierte und als Zellennähte bezeichnete. — Verfolgen wir das

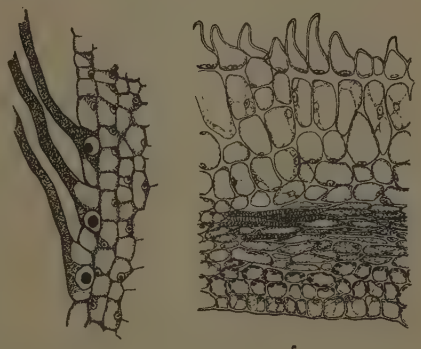


Fig. 3. d: Knospenverschluß am Scheitel und Ausbildung der Papillen auf der Oberseite der Blütenhüllblätter; e: unterer Teil der hinter der Anthere befindlichen Haare des Perigons; f: Schnitt durch einen Zipfel des Perigons. — Vergr.: d 250fach; e 335fach; f 165fach.

Schicksal dieser Nähte am Scheitel an einer Knospe weiter, die kurz vor der Entfaltung steht (Fig. 1h). In dieser haben sich die Haare, wie der stärker vergrößerte Ausschnitt (Fig. 1d) zeigt, noch verlängert, und es ist jetzt die Zahl der mehrzelligen Gebilde größer geworden. Da sich die Zipfelenden mehr eingekrümmt haben, ist die frühere Verbindung gelöst worden; es berühren sich jetzt die kürzeren Papillen der Außenseite, ohne sich ineinander zu fügen. Trotzdem dürfte der Knospenverschluß noch ziemlich fest sein; es sind ja die Seitenkanten der Perigonzipfel noch fest verzahnt (vgl. in Fig. 1h die im Querschnitt getroffenen Zipfel!). Sind schließlich alle Zellennähte durch den Zug der sich entfaltenden Blütenhülle gesprengt, spreizen sich die Papillen der Zipfelenden zu den oben genannten Büscheln auseinander.

Auch die auffälligen Gruppen von Trichomen hinter den Antheren werden frühzeitig angelegt, nämlich kurz bevor die Knospe das Alter von Fig. 1e erreicht hat. In Fig. 6b sind die jungen Haare in stärkerer Vergrößerung dargestellt. Sie sind aus Zellen der Oberhaut hervorgegangen, die sich von den übrigen durch ihren besonders großen Kern unterscheiden. Diese haben ihre Außenwände zu ± langen Schläuchen ausgestülpt, die in einer Spitze endigen. Die Haare zeichnen sich durch ein lebhaftes Wachstum aus (Fig. 4a) und überragen schließlich die Staubgefäße. Fig. 3e, ein Ausschnitt der Fig. 1h, zeigt uns das untere Fünftel dieser merkwürdigen Gebilde. Ihre Fußstücke sind in die sonst noch glatte Blattoberfläche eingefügt. Sie haben sich ebenso wie ihre schlauchförmigen Ausstülpungen vergrößert und enthalten je einen hypertrophierten Kern. Die Lumina der einzelligen Trichome[1]) sind bis auf eine oder zwei Vakuolen im basalen Teil mit einem körnigen Plasma angefüllt. Nach Ewart (1892) sollen die Haare einen harzartigen Balsam enthalten, bei dessen Austritt sie mit den Antheren verkleben.

Solche und ähnliche Haarbildungen kommen bei allen Thesium-Arten vor. Sie sind von Ewart an zahlreichen Spezies untersucht und zu einer Einteilung der Gattung verwandt worden. Thesium montanum gehört danach zu dem Typus, der durch Th. debile und paniculatum vertreten wird, und der durch die aufwärtsgerichteten langen Haare hinter den Staubblättern, kurze Fäden an der Blütenhülle, langen Griffel und kaum verdickte Blütenhüllzipfel gekennzeichnet ist.

Verschiedene Forscher haben sich über die Aufgabe der Haarbündel hinter den Antheren geäußert. Hieronymus (1889) und Ewart (1892) meinen, die Trichome haben den Zweck, zu verhindern, daß Pollen in die Perigonröhre hineinfällt, und den Nektar suchenden Insekten den Weg zu weisen. Loew (nach Hegi, 1906, III, S. 152) sieht in ihnen eine Einrichtung, die die Staubblätter von der Narbe abhält, um die Selbstbestäubung zu verhindern. Nach Kerner (1891) sollen die Haare ein schnelles Schließen der Antheren bei eintretender Feuchtigkeit bewirken, indem sie wie ein Docht Regen oder Tau schnell an die Pollensäcke leiten.

Die Ausgestaltung der übrigen Teile der Perigonzipfel wollen wir im Zusammenhange betrachten. Die Umwandlung zu Dauergewebe erfolgt hier allmählich nach der Streckung der Teile, also fortschreitend von der Basis zur Spitze und von der konvexen zur konkaven Seite jedes Zipfels. Es werden die Epidermis-

1) Hieronymus (1889) spricht fälschlicherweise von einfachen gegliederten Haaren.

zellen der Oberseite mithin sehr spät fertiggestellt; erst kurz vor der Entfaltung der Blüte (vgl. Fig. 3 d) wandeln sich die bis dahin kleinen zarten Zellen unter Ausstülpung ihrer Außenwände und Streckung senkrecht zur Oberfläche zu Papillen um.

Den inneren Bau des oberen Teiles des Blütenhüllblattes zeigt uns Fig. 3 f, ein Ausschnitt aus Fig. 3 a. Unter der papillösen oberen Epidermis sehen wir ein lockeres Gewebe von ± abgerundeten Parenchymzellen. Es unterscheidet sich nach L. Müller (1893) von dem typischen, durch interzellularenreiches Parenchym gekennzeichneten Mesophyll des Blumenblattes durch seine obere Zellschichte. Diese besteht aus dünnwandigen Zellen von palisadenartiger Gestalt, die nach Müller „die Funktion eines epidermalen Wassergewebes verrichten" (1893, S. 285). Unter den Palisaden liegen mehrere Schichten kleinerer runder Zellen, deren unterste zwei bis drei Lagen chlorophyllhaltig sind. Die Unterseite bedeckt eine einfache Epidermis, die von einer mäßig starken Kutikula überzogen ist. Zwischen den Epidermiszellen finden sich einzelne Spaltöffnungen. Sie sind ganz normal gebaut und sind senkrecht zur Blütenlängsrichtung angeordnet. Das Leitbündel, das jeden Perigonzipfel durchzieht, verläuft über der Chlorophyll führenden Schicht. Es ist aus Tracheïden mit spiraliger Wandverdickung und langgestreckten parenchymatischen Elementen aufgebaut.

Ein entsprechender Schnitt durch den röhrenartigen unteren Teil zeigt, daß das Perigon hier aus einem festeren Gewebe von 9—14 Parenchymlagen aufgebaut ist. Nach der Außenseite der Blüte zu gehen die Elemente von der isodiametrischen Gestalt allmählich zu einer langgestreckten Form über. Die äußersten zwei Schichten enthalten wieder Chlorophyll. Die Epidermis der Außenseite zeigt im wesentlichen den gleichen Bau wie im oberen Teil, ihre Zellen sind nur etwas länger. Die Zellen der inneren Epidermis sind ebenso wie die des Blütengrundes zu Nektar bildenden Drüsen umgewandelt. Ihre dünnen Außenwände sind warzenartig vorgewölbt. Die unter der Oberhaut liegende erste Parenchymschicht — an einigen Stellen auch die nächste noch — ist gleichfalls in Drüsengewebe umgebildet. Hinweisen will ich noch auf das Vorkommen von versenkten Spaltöffnungen im Nektarium. Es ist anzunehmen, daß diese zumindest an den Stellen, wo das Sekretionsgewebe dreischichtig ist, als „Saftventile" (vgl. Behrends, 1879) dienen.

b) Das Andröceum.

Die Entwicklung der Sporophylle (ohne die Pollen).

Im Andröceum beginnt die Umwandlung des gleichmäßigen Urmeristems, sobald sich die einzelnen Teile der Stamina äußerlich unterscheiden lassen, also kurz bevor das Alter der in Fig. 1 e im Längsschnitt dargestellten Knospe erreicht ist. An dem in Fig. 6 b in stärkerer Vergrößerung wiedergegebenen Teile dieser Abbildung soll die erste innere Ausgestaltung des Staubgefäßes erläutert werden. In dem kurzen gedrungenen Filament hat sich das Prokambium für das Leitbündel als ein Strang von schmalen, langgestreckten, inhaltsreichen Zellen von den isodiametrischen Elementen des Grundmeristems abgehoben. Es läßt sich aufwärts in zugehörigen Nachbarschnitten schon bis zur halben Höhe des Filaments verfolgen. An der Basis des Staubfadens schließt

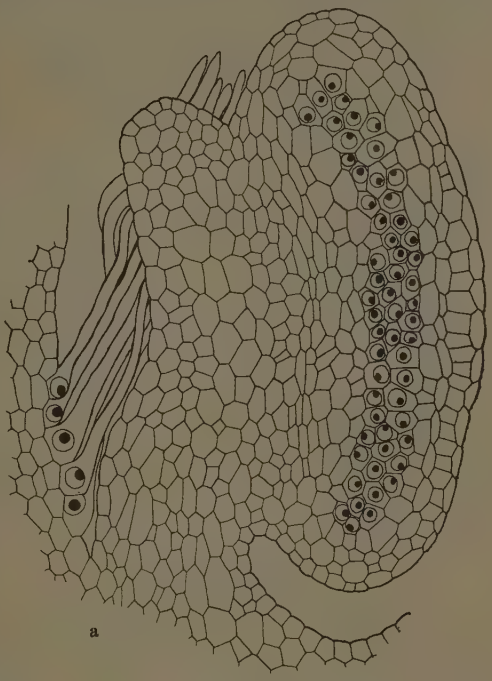
es sich an das ihm im Bau ganz ähnliche junge Leitbündel des Perigons an.

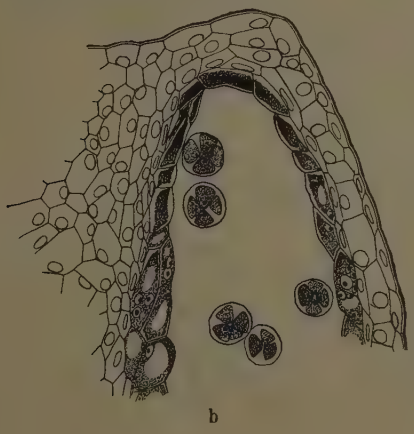
In der Anthere ist bereits ein deutlich abgegrenztes Archespor ausgebildet. Seine Entwicklung dürfte ganz typisch verlaufen sein. Die das sporogene Gewebe umgebende parietale Schicht ist durch tangentiale Wände in zwei Zellagen aufgeteilt worden. Die äußere von ihnen, die unmittelbar unter der Epidermis gelegen ist, stellt das spätere Endothecium dar. Die innere Lage ist stellenweise weiter in die „später zerdrückte Schicht" und das Tapetum aufgeteilt. Diese genannten drei Schichtzellgruppen unterscheiden sich in bezug auf den Inhalt und die Gestalt ihrer Elemente kaum voneinander. Ihr Zytoplasma ist ebenso dicht und ebenso stark gefärbt wie das der Archesporzellen. Diese heben sich jedoch von den Wandzellen jeweils durch einen größeren Kern ab. Das primäre Archespor hat sich bereits vergrößert; in tangentialer und radialer Richtung sind neue Wände eingefügt worden.

Mit der bisherigen Entwicklung ist die weitere Ausgestaltung im Staubgefäß festgelegt. Nach Streckung des ganzen Organs und der damit verbundenen Vermehrung seiner Bausteine zeigen die Gewebe und Zellagen in dem älteren in Fig. 4 a dargestellten Staubgefäß noch die gleiche Anordnung wie im vorigen Stadium. Wie aus Nachbarschnitten ersichtlich ist, durchläuft der junge Leitstrang jetzt das ganze Filament. Er nimmt ungefähr das mittlere Drittel des Staubfadenquerschnitts ein und hat im wesentlichen noch den gleichen Aufbau, der dann auch beibehalten wird. — In der Anthere sind durch lebhafte mitotische Teilungen die Pollenmutterzellen entstanden. Diese sind dicht mit einem körneligen Plasma angefüllt. Ihre Kerne haben fast die doppelte Größe der vegetativen Zellkerne und schicken sich zur Reduktionsteilung an. Diese soll im nächsten Abschnitt mit der Pollenentwicklung beschrieben werden. Die Antherenwand besteht aus den oben aufgeführten Schichten. Die Epidermis ist verhältnismäßig dünn. Ihre flachen, im Längsschnitt fast spindelförmigen Zellen sind von einer deutlich sich abhebenden schwachen Kutikula bedeckt. Das Endothecium hat sich gegenüber den es einschließenden Schichten, der Oberhaut und der später zugrunde gehenden Zellage, an Dicke zugenommen. Sie sind jetzt polyedrisch oder würfelförmig; ihr Wachstum hält noch an. Unter der deutlich zurückgebliebenen nächsten Wandschicht folgt das Tapetum. Seine Elemente zeichnen sich gegenüber den übrigen Wandzellen durch ihre Größe und einen reichlichen, $\pm$ stark gefärbten Inhalt aus. Die Kerne haben fast dieselbe Größe wie die Pollenmutterzellkerne; einige

haben sich mehrfach (3—4 mal) geteilt. Das Tapetum umschließt das sporogene Gewebe vollkommen. Auf der Innenseite ist es aber, ebenso wie die übrigen Wandschichten, noch nicht so weit entwickelt wie in der Außenwand.

Der in Fig. 4b dargestellte Ausschnitt aus der Antherenwand stammt von der in Fig. 1g wiedergegebenen oder einer ähnlichen Blüte. Er zeigt uns wesentliche Veränderungen. Die Epidermis und die später zerdrückte Schicht sind durch die lebhaft wachsenden übrigen Zellagen stark in der Richtung der Längsachse ausgezogen worden. Die Mittelschicht ist so eingeengt, daß sich ihre Kerne der Zellform angepaßt und langgestreckt haben. Die innerste Wandschicht stellt ein typisches Sekretionstapetum dar. Ihre Zellen übertreffen





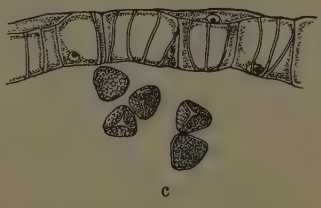


Fig. 4. Entwicklung der Anthere und des Pollens. — a: Junges Staubgefäß im Längsschnitt; b: Pollentetraden und Antherenwand; c: Fertig entwickelter Pollen und Wand der reifen Anthere. — Vergr.: 335fach.

die übrigen Zellen der Wand an Größe und besitzen ein stark gefärbtes körniges Zytoplasma, mehrere (2—4) Kerne und bisweilen größere Vakuolen. Einige Tapetenzellen sind bereits stark verbraucht. Ihr Plasma ist zusammengeschrumpft und läßt wegen starker Überfärbung keine Einzelheiten des Zellbaues mehr erkennen. Auf der inneren Seite ist das Tapetum stellenweise mehrschichtig. Einige seiner Zellen sind auffallend groß und blasenartig aufgetrieben.

Wenn die Aufgabe des Tapetums mit dem Aufbau der Pollen erfüllt ist, so wird es aufgelöst. Ebenso verschwindet die mittlere Wandschicht völlig. Am reifen Pollenfach besteht also die Antherenwand nur noch aus zwei Zellagen, der Epidermis und der fibrösen Schicht. Das zeigt uns Fig. 4c. Dem starken Wachstum des Endotheciums sind die Zellen der Oberhaut nicht mehr gefolgt. Sie haben sich daher aus dem gegenseitigen Verbande gelöst und liegen nun einzeln der fibrösen Schicht auf. In dieser sind jetzt, kurz vor der Entfaltung der Blüte, die für die Faserschicht bezeichnenden Wandverdickungen sichtbar geworden. Es sind dies schmale, dünne Spangen auf den inneren und den Seitenwänden. — Ebensolche Aussteifungen sind auch in den Zellen des Konnektivs ausgebildet worden. Die in der Richtung der Blütenlängsachse gestreckten Parenchymzellen haben durch die faserigen Verdickungen das Aussehen von Tracheïden erhalten.

Die Entwicklung der Pollen.

Die Untersuchung der Reduktionsteilung ist wegen der Kleinheit der Kerne und der Chromosomen schwierig. Die Kerne der Pollenmutterzellen sind dabei im Vergleich mit denen der vegetativen Zellen noch verhältnismäßig umfangreich, sind sie doch reichlich doppelt so groß wie jene. Der Durchmesser des Pollenmutterzellkerns beträgt 4,5—6,5 μ. In dem kugeligen Kern hebt sich ein runder Nukleolus scharf von dem wenig gefärbten Chromatin ab.

Das Chromatin wird deutlicher, wenn es sich bei Beginn der Reduktionsteilung im Leptonemastadium zu feinen Fäden verdichtet. Diese sind außerordentlich dünn und lang. In lockeren Schleifen durchziehen sie den ganzen Kernraum. Dabei sind sie meist an einer Seite etwas zusammengezogen. An den Fäden fallen Chromozentren auf, ± zahlreiche Knötchen, die durch eine stärkere Färbung noch mehr hervortreten. Mitunter erscheinen sie wie an einer Kette aufgereiht. In anderen Kernen, beispielsweise dem in Fig. 5a dargestellten Nukleus,

konnte ich Chromozentrenpaare wahrnehmen. Besonders deutlich sind diese Doppelbildungen in Fig. 5b, wo auch die Leptonemafäden stellenweise zu zweien parallel verlaufen. Ob eine solche paarige Anordnung tatsächlich schon vor der Synapsis vorhanden ist, oder ob sie sich erst bei Auflösung des Synapsisknäuels einstellt, will ich offen lassen; bei der Kleinheit der Bilder lassen sich nur schwer Vergleiche ziehen. — Auch wenn die Synapsis ihren Höhepunkt erreicht hat, kann man noch vereinzelte Chromozentrenpaare unterscheiden.

In der Diakinese haben die gepaarten Chromosomen anfänglich eine langgestreckte Gestalt, und ihre Enden sind in Fäden ausgezogen. Dann verkürzen sich die Paarlinge auffallend, so daß sie fast kugelig und außerordentlich klein erscheinen. Der Nukleolus ist noch erhalten. Die Zahl der Bivalenten dürfte 12 betragen. Mit dieser Haploidzahl stimmt die Angabe von Modilewski (1928) überein, der in den Endospermzellen von Thesium intermedium 34—35 Chromosomen zählen konnte und daher auf die triploide Zahl 36 schloß.

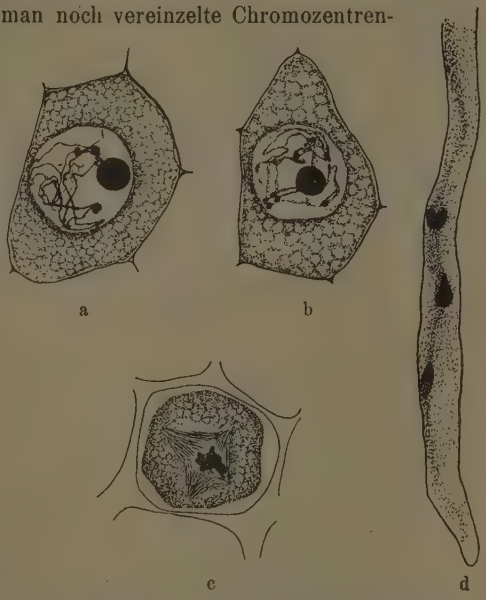


Fig. 5. Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen. — a, b: Leptonema; c: mehrpolige Spindel der heterotypischen Teilung; d: unteres Ende eines Pollenschlauches mit dem vegetativen und den beiden generativen Kernen. — Vergr.: a—c 1800fach; d 1500fach.

Kurz nach der Diakinese oder auch schon früher werden die Membranen der Pollenmutterzellen stark verdickt und verquellen zu einer gelblichen Masse. Schließlich lösen sich die Pollenmutterzellen aus dem gegenseitigen Verbande und runden sich ab. Fig. 5c zeigt neben solchen in Kallose umgewandelten Mutterzellwänden die Anlage der Kernspindel. Von mehreren Polen aus haben sich feine Fasern nach den in der Mitte zusammengezogenen Chromosomen hin ausgebildet. Der Nukleolus ist verschwunden. —

Nach Auflösung der Zellwände werden die kleinen Chromosomen auf zwei gegenüberliegende Pole verteilt. Es erfolgt dann sofort die homöotypische Teilung. Dabei stehen die Teilungsspindeln regelmäßig so zueinander angeordnet, daß die jungen Tochterkerne die Ecken eines Tetraeders bilden. Fig. 4b stellt zu Tetraden vereinigte junge Mikrosporen dar, kleine, ± rundliche Körner, die in ihrem Innern einen Kern erkennen lassen. Die immer größer werdenden Pollenzellen erhalten schließlich die durch ihre Anordnung bedingte Gestalt, die uns Fig. 4c zeigt. Die fertigen Pollen gleichen denen von Thesium intermedium und alpinum, die Fischer (1890) beschrieb, vollkommen. Es sind kleine Tetraeder von 16 μ Durchmesser. Ihre Kanten werden „von sechs Falten eingenommen, die an den Ecken zusammenfließen und hier die größte Verdünnung aufweisen; die Seiten bilden vier scharf begrenzte, gerundete Dreiecke mit feiner, aber deutlicher Netzskulptur“ (1890, S. 55).

Die Kernverhältnisse im Pollen lassen sich wegen der starken Exine schlecht beobachten. Im Pollenschlauch fand ich drei Kerne. Fig. 5e gibt uns das untere Ende eines Schlauches wieder. Seine zarte Membran umschließt ein feinkörniges Plasma. Nicht weit von der Spitze finden wir den kleinen, spindelförmigen Pollenkornkern. Ihm folgen in geringem Abstande die Spermakerne. Diese unterscheiden sich von dem vegetativen Kern durch ihre stärkere Färbbarkeit und einen größeren Umfang.

c) Das Gynäceum.

Die Entwicklung der Karpelle und der Zentralplazenta.

Während der ganzen Entwicklung zeigt sich im Gynäceum eine so innige Verwachsung von Blütenachse und Fruchtblättern, daß eine Abgrenzung unmöglich ist. Infolgedessen muß die Frage nach der Zugehörigkeit der Plazenta und ihrer Samenanlagen offen bleiben. Es gibt zwingende Beweise weder für die Ansicht van Tieghems (1869), die Zentralplazenta sei aus appendikulären Teilen der drei Karpelle („lobe interne pédicellé et transformé du carpelle“) gebildet, noch für die Auffassung, daß sie ein Produkt der Blütenachse sei. Man kann schließlich auch für Thesium die Ansicht Goebels gelten lassen, daß die Zentralplazenta „eine Erhebung der mit den Karpellsohlen vereinigten Blütenachse“ (1923, S. 1626) sei.

Im jüngsten Stadium (Fig. 6a, ein vergrößerter Ausschnitt aus Fig. 1d) bestehen die zentrale Plazentenanlage und die sie umgebenden jungen Karpelle aus gleichmäßigen meristematischen Zellen. Diese gehen

ganz allmählich in die darunterliegenden vakuolenreicheren Parenchymzellen über. Auch in der älteren Knospe, Fig. 1e, von der Fig. 6b

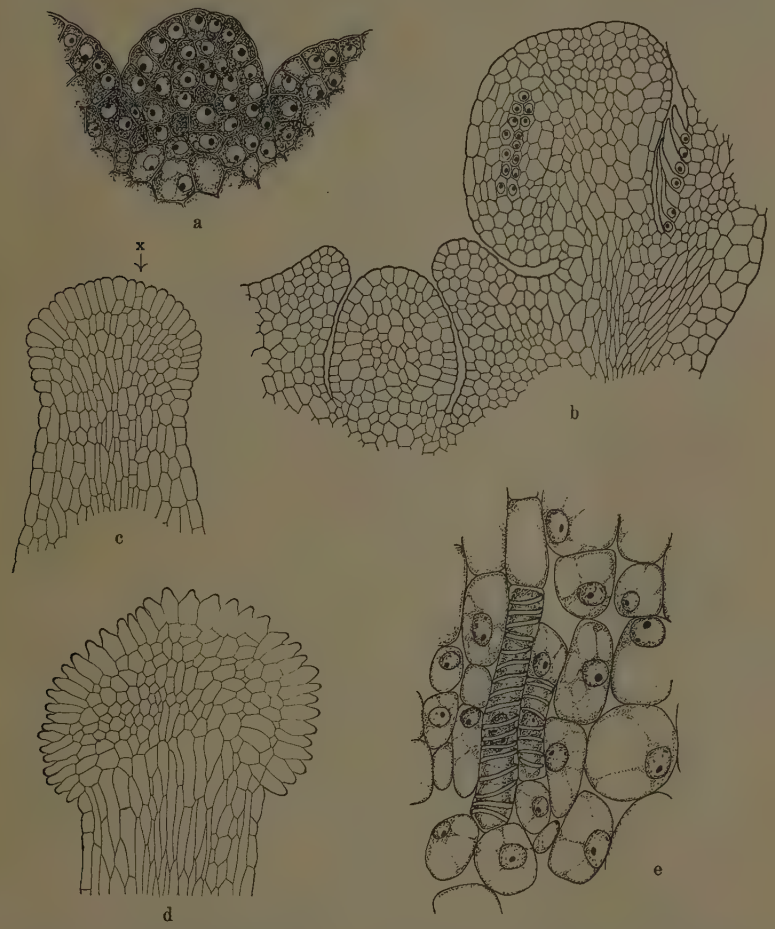


Fig. 6. a: Anlage des Gynäceums im Längsschnitt; b: etwas älteres Gynäceum und junge Anthere im Längsschnitt; c: junger, durch Verschmelzen der oberen Fruchtblattenden entstandener Griffel; d: Kopf eines fertig entwickelten Griffels mit Narbenpapillen; e: junge Tracheïden in dem zentralen Leitungsgewebe der Planzenta. — Vergr.: a 375fach; b 250fach; c, d 85fach; e 1250fach.

Einzelheiten zeigt, ist das junge Gynäceum noch vollkommen einheitlich aus Urmeristem aufgebaut, indem die Zonen stärkeren Wachstums durch

einen dichteren Plasmainhalt auffallen. Aus dem embryonalen Bildungsgewebe differenzieren sich in der Blütenknospe (Fig. 1f) die primären Meristeme heraus. Im unteren Teile der Plazenta und ebenso in den Mittellinien der miteinander verwachsenen Fruchtblätter finden wir je einen Strang von schmalen, inhaltsreichen Zellen, die das Prokambium für das Leitungsgewebe im Gynäceum bilden. Diese Zellbündel lassen sich abwärts ungefähr bis zur Höhe des Bodens der Fruchtknotenhöhle verfolgen. Sie sind in das Grundmeristem eingebettet, dessen Zellen eine isodiametrische Gestalt haben. Den äußeren Abschluß bildet eine einfache Protodermschicht.

Im Verlauf der Weiterentwicklung strecken sich die Zellen in den stark wachsenden oberen Teilen der Fruchtblätter und in der Plazenta mehr und mehr in die Länge und werden schließlich zu Dauergewebezellen.

Wir wollen diese Umbildung zuerst am Griffel verfolgen. Kurz nach seiner Bildung durch Verschmelzung der Fruchtblattröhre hat dieser die Form einer geraden, sich nach oben zu verjüngenden Säule und endigt in einer ± kugeligen Narbe. Der Bau des jungen Griffels ist in Fig. 6c dargestellt. Der Narbenkopf besteht aus dünnwandigen, dichtstehenden Zellen von verschiedener Größe und isodiametrischer bis länglicher Gestalt. Diese werden von einer Oberhaut aus verhältnismäßig schmalen, hohen Zellen bedeckt, deren Außenwand schwach ausgebeult ist. Die scheinbare Teilung der einen Epidermiszelle (x) durch eine perikline Wand erklärt sich an Hand von Nachbarschnitten als Ergebnis einer etwas ungleichmäßigen Verwachsung der Karpelle; die übereinanderliegenden Zellen gehören den Epidermen zweier verschiedener Fruchtblätter an. Im säulenförmigen Teil des Griffels hebt sich in der Achse ein Bündel von dünnen Zellen, die sich durch einen reichen Gehalt an Zytoplasma auszeichnen, von den sie umgebenden langgestreckten Elementen des Grundgewebes ab. Dieser Strang stellt das spätere Pollenschlauchleitgewebe des Griffels dar. Die Oberfläche der Griffelsäule ist von langgezogenen niedrigen Zellen bedeckt.

Während sich der Griffel durch interkalares Wachstum streckt und seine Narbe größer und größer wird, vollendet sich die innere Ausgestaltung der Gewebe. Fig. 6d zeigt uns die anatomische Struktur des Griffels einer entfalteten Blüte. Die Narbe besteht aus dünnwandigen Parenchymzellen von verschiedener Größe. Die Epidermiszellen sind zu flaschenförmigen Papillen ausgewachsen. Ihre vorgestülpten Außenwände sind an ihren äußersten Spitzen merklich verdickt. Die Kerne liegen regelmäßig im Grunde der Epidermiszelle von

Plasma umgeben. Die Zellen im unteren Teile des Griffels zeigen im Vergleich mit denen des jüngeren Stadiums eine auffallende Gestaltsveränderung. Die Elemente der Oberhaut haben sich um etwa das Doppelte verlängert. Auch die unter ihnen liegenden Parenchymzellen haben sich beträchtlich in die Länge gestreckt; dabei sind ihre Schmalseiten, die erst senkrecht zur Längsrichtung standen, stark verschoben worden, oft so sehr, daß eine spindelige Zellform entstanden ist. In ähnlicher Weise hat sich im Pollenleitstrang in der Achse des Griffels eine Umwandlung vollzogen. Seine Zellen heben sich auch jetzt noch durch ihre geringe Größe und reichlicheren Plasmainhalt ab.

Mit der Entfaltung der Blüte ist das Wachstum des Stempels noch nicht abgeschlossen. Vielmehr wird der runde Narbenkopf früher oder später zu einem dreilappigen Gebilde. —

Über die Ausgestaltung des unteren Teiles der Karpelle, der die inneren Schichten des Fruchtknotens bildet, können uns geeignete Längsschnitte unterrichten. Er besteht aus einem typischen Parenchym. In seinen äußeren Lagen laufen die Leitbündel aufwärts, um sich in der Basis des Griffels aufzulösen. Sie bestehen aus Tracheïden und zahlreichen langen, engen, plasmareichen Zellen. —

Es bleibt nun noch eine Betrachtung des Baues der Plazenta in der entfalteten Blüte übrig. Diese ist aus regelmäßigen Schichten von langgestreckten Parenchymzellen aufgebaut, die einen zentralen Leitungsstrang umschließen. Seine innere Ausgestaltung ist noch nicht abgeschlossen. Es haben sich erst vereinzelte der reich mit Plasma versehenen Zellen in Tracheïden umgewandelt. Die Entstehung dieser Elemente zeigt uns Fig. 6e, in der ein Ausschnitt aus dem Achsengewebe der Plazenta wiedergegeben ist. Die spiralige Wandverstärkung ist in zwei Zellen bereits ausgebildet, ihr massiges Plasma und der Kern sind noch erhalten. Die Anlage der Tracheïden erfolgt ganz unregelmäßig, zuerst ungefähr auf halber Höhe der Plazenta, einzeln und in beliebigen Abständen voneinander.

Die Entwicklung der Samenanlage und des Embryosackes.

In der älteren Literatur finden wir zur Embryosackentwicklung von Thesium intermedium einige kurze Bemerkungen von Jönsson (1881) und zu der von Th. divaricatum eine eingehendere Darstellung von Guignard (1885). Die notwendige Nachuntersuchung mit vollkommeneren Hilfsmitteln wurde in jüngster Zeit von Modilewski (1928) an Th. intermedium durchgeführt und erbrachte eine Berichtigung und Ergänzung der Angaben von Jönsson.

Die Entwicklung des Embryosackes von Th. montanum verläuft im wesentlichen wie bei Th. intermedium. Schon frühzeitig, sobald

die Samenanlagen sich deutlich von der Plazenta abheben, beginnt in diesem die Ausbildung der Archesporzellen. Fig. 7a zeigt in

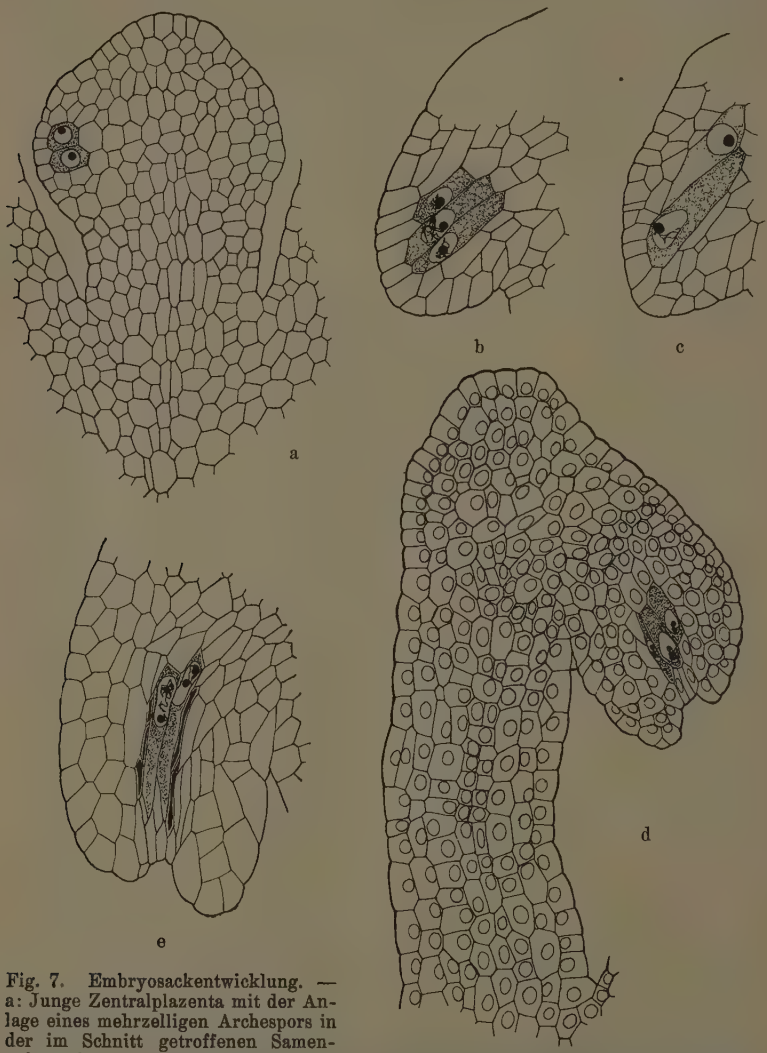


Fig. 7. Embryosackentwicklung. — a: Junge Zentralplazenta mit der Anlage eines mehrzelligen Archespors in der im Schnitt getroffenen Samenanlage; b, c: Zwei aufeinanderfolgende Schnitte durch das fünfzellige Archespor einer etwas älteren Samenanlage; d: ältere Zentralplazenta mit einer der drei Samenanlagen im Längsschnitt, Ausbildung einer „Mikropyle" am Scheitel des Nucellus; e: Streckung der Embryosackmutterzellen. — Vergr.: a, d 335fach; b, c, e 415fach.

stärkerer Vergrößerung einen medianen Längsschnitt durch die Zentralplazenta der in Fig. 1 f wiedergegebenen Knospe. Dieser hat zwei der jungen integumentlosen Samenanlagen getroffen. Sie sind aus einem kleinzelligen Meristem aufgebaut. In der linken Samenanlage fallen zwei größere Zellen unter der äußersten Zellschicht auf, die Archesporzellen. Ihr Zytoplasma füllt den ganzen Zellraum aus und ist stark gefärbt. Ihre Kerne sind

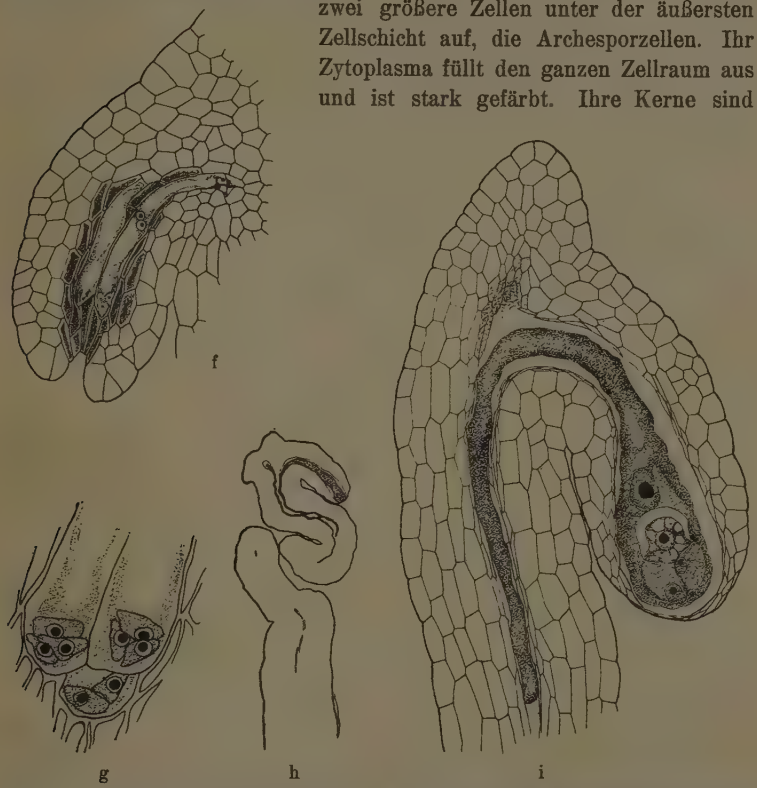


Fig. 7. f: siebenkerniger Embryosack mit den Synergiden, dem Ei, den Polkernen und zwei Antipoden; g: Ausbildung von drei gleichwertigen Embryosäcken in einer Samenanlage (der zugehörige Nachbarschnitt zeigt die fehlenden Kerne); h: Konkurrenz zwischen den Embryosäcken zweier verschiedener Samenanlagen; die Haustorien wachsen nebeneinander in der Plazenta abwärts; i: reifer Embryosack mit den Synergiden, der Eizelle, sekundärem Embryosackkern und langem Haustorialschlauch. — Vergr.: f, i 335fach; g 835fach; h 75fach.

fast doppelt so groß wie die der benachbarten somatischen Zellen. Der Nachbarschnitt zeigt an gleicher Stelle noch eine weitere solche Zelle. In seiner ersten Anlage ist das Archespor also drei-, mitunter auch vierzellig.

In Fig. 7b, c ist die Samenanlage größer geworden. Im Zusammenhang damit haben sich die subepidermalen Zellen an der Spitze des Nucellus in Richtung der Achse gestreckt, und zwar sowohl die des Archespors wie die diesen benachbarten vegetativen Zellen. Einzelne von letzteren sind noch zu generativen Zellen geworden, so daß die Zahl der Archesporzellen auf fünf erhöht ist. Ihre verhältnismäßig großen Zellräume sind ganz mit einem etwas schaumigen Zytoplasma erfüllt; Vakuolen sind in ihnen nicht vorhanden. Die Kerne sind in Reduktionsteilung begriffen. Entsprechend ihrem verschiedenen Alter zeigen sie auch verschiedene Teilungsstadien, so hier verschiedene Phasen vor der Synapsis. Wie schon Modilewski hervorgehoben hat, ist das Verhalten der Kerne das einzige Unterscheidungsmittel zwischen den generativen Zellen und den unmittelbar benachbarten und sehr ähnlichen vegetativen Zellen. Gleichzeitig zeigt das Auftreten von Reduktionsteilungen eindeutig, daß die Archesporzellen direkt zu Embryosackmutterzellen werden, ohne vorher Schichtzellen abgegeben zu haben.

Während die nackten Samenanlagen weiter in die Länge wachsen, verändern sie dadurch etwas ihre Gestalt, daß sich die der Nucellusspitze benachbarten Teile auffallend vorwölben und so eine Art Mikropyle bilden (vgl. Fig. 7d, e). Warming (1878) beobachtete diese Bildung auch bei Thesium ebracteatum und sah in ihr ein rudimentäres Integument. Er führte ihre Entstehung auf wiederholte tangentiale Teilungen der Epidermis zurück. Goebel sieht die Einsenkung der Spitze der Samenanlage als den Rest einer Mikropyle an; „es würden dann die Santalaceen die Andeutung eines dicken Integuments besitzen“ (1923, S. 1757). Ebenso hält Schnarf (1929, S. 54) die Verwachsung zwischen dem kleinen Nucellus und einem einzigen Integument nicht für ausgeschlossen. Ich konnte die erwähnte Wucherung der Samenanlage bei Thesium montanum nicht in der gleichen Weise verfolgen, wie es Warming sah; es ist hier auch tiefer gelegenes Gewebe an der Bildung beteiligt. Wenn auch durch diese Beobachtung die Annahme eines dicken Integuments bestätigt wird, kann man ihr dennoch keine zu große Bedeutung zumessen. Es darf nämlich nicht außer Acht gelassen werden, daß die „Integumentanlage“ sich später nicht weiter entwickelt und deshalb keine Samenschale ausgebildet wird. Es ist daher angebracht, auch weiter von einer „nackten„ Samenanlage zu sprechen.

In den beiden zuletzt betrachteten Samenknospen zeigen die Kerne der unmittelbar unter der Oberhaut liegenden Embryosackmutterzellen weitere Stadien der Reduktionsteilung. In Fig. 7d lassen alle drei

der ± elliptischen Kerne (und ebenso ein vierter im zugehörigen Nachbarschnitte) das Bild der Synapsis erkennen. Der auffallende Größenunterschied zwischen den generativen und den vegetativen Kernen ist angedeutet. — In Fig. 7e haben sich die Archesporzellen unter Verdrängung von verschiedenen der seitlich benachbarten Nucelluszellen stark in die Länge gestreckt. Dabei ist ihr Lumen schmaler geworden. Die Kerne, die in das andere Ende der Zelle gewandert sind, haben infolgedessen eine längliche Gestalt angenommen. In einem von ihnen beginnt sich bereits das Synapsisknäuel zu lösen. Der Nachbarschnitt zeigt noch zwei weitere Archesporzellen; der Kern der einen geht in die Diakinese über.

Die eingeleitete Reduktionsteilung wird nicht in jeder Embryosackmutterzelle zu Ende geführt. Gewöhnlich entwickelt sich in jeder Samenanlage nur eine weiter. Die übrigen gehen früher oder später, meist ohne das Synapsisstadium zu überschreiten, zugrunde und werden von der einen bevorzugten Zelle verdrängt.

Die Makrosporenmutterzelle wird ohne Teilung direkt zum Embryosack. Seine Bildung erfolgt nach dem Lilium-Typus. Kaum ist das Achtkernstadium erreicht, verschwinden die Antipodenkerne sehr schnell, wahrscheinlich ohne sich mit Wandungen umgeben zu haben. Man kann die volle Kernzahl nur äußerst selten zu Gesicht bekommen. Ich konnte einen siebenkernigen Embryosack beobachten, er ist in Fig. 7f wiedergegeben. Der dargestellte Längsschnitt enthält zwei große Archesporzellen. Sie liegen unmittelbar unter der Epidermis und werden von degenerierenden Nucelluszellen umgeben. Die eine Makrospore geht anscheinend zugrunde, die andere hat sich stark in die Länge gestreckt und reicht bis in die Plazenta hinein. Ihr vorderes Ende birgt die drei noch freien Kerne des Eiapparates, in ihrer Mitte liegen die beiden Polkerne dicht nebeneinander, und in ihrem leicht gekrümmten hinteren Ende sieht man zwei Antipodenkerne.

Wenn sich der Entwicklungsgang so weit in jeder Samenanlage ± gleichmäßig vollzogen hat, — doch oft auch schon früher —, treten die Embryosäcke miteinander in Konkurrenz. Das Ergebnis dieses Kampfes ist, daß sich in der Regel nur ein einziger Embryosack in jedem Fruchtknoten weiterentwickelt. Die übrigen verkümmern, oft ohne daß sie das Alter der zuletzt geschilderten Makrospore erreicht haben.

Es muß erwähnt werden, daß in Ausnahmefällen mehrere Embryosäcke noch längere Zeit im Fruchtknoten erhalten bleiben können. Zwei vollständige Makrosporen in einer Samenanlage sind nicht selten und wurden schon von Jönsson (1851) gefunden. Aber auch drei kommen gelegentlich zusammen vor. Das zeigt

Fig. 7g; die drei fast gleichalten Embryosäcke enthalten Eiapparat und sekundären Embryosackkern. Selbst in verschiedenen Samenanlagen derselben Blüte habe ich einander gleichwertige fertige Makrosporen beobachtet: Wie in Fig. 7h dargestellt ist, wachsen dann die Haustorialschläuche der beiden Embryosäcke in der Plazenta nebeneinander her dem Nahrungsstrom entgegen.

Der allein übrigbleibende Embryosack zeichnet sich durch ein lebhaftes Wachstum aus. Unter Verdrängung des benachbarten Gewebes schwillt er mächtig an, und sein antipodiales Ende wird zu einem Haustorium, das tief in die Plazenta eindringt. In der entfalteten Blüte finden wir dann die reife Makrospore, wie sie in Fig. 7i wiedergegeben ist. Sie hat dadurch, daß das Haustorium tief in das Leitgewebe der Plazenta eingedrungen ist, eine ansehnliche Länge erreicht. Der ganze Zellraum ist von einem dichten Plasma erfüllt. Die Antipoden sind spurlos verschwunden. Die Polkerne haben einen riesigen sekundären Embryosackkern gebildet. Dieser zeichnet sich durch einen großen, runden Nukleolus und viel Chromatin aus. Dicht unter ihm liegt der Eiapparat. Die Synergiden liegen dicht zusammen. Ihr Inhalt besteht aus einem gleichmäßig verteilten, leichtkörnigen, vakuolenfreien Zytoplasma und verhältnismäßig großen Kernen. Den beiden Synergiden sitzt die größere Eizelle auf und ragt mit ihrem oberen, etwas birn- oder flaschenförmigen Teile in den Embryosack hinein. Mitten im Zytoplasma und umgeben von einem Kranze von Vakuolen liegt der Kern der Eizelle. Er übertrifft die der Synergiden noch an Größe.

Vergleichen wir nunmehr die Embryosackentwicklung der bisher untersuchten Thesiumarten. Bei allen drei Spezies erfolgt die Anlage der ersten Archesporzellen direkt unter der Epidermis. Ohne Schichtzellen auszubilden, verwandeln sie sich in Embryosackmutterzellen. Am wenigsten ausgeprägt ist die Archesporanlage bei Th. divaricatum, das eine oder zwei, selten mehrere Embryosackmutterzellen ausbildet. Guignard (1885, S. 184) schreibt: „Les grandes cellules sous-épidermiques sont des cellules-mères primordiales de sacs embryonaires: la coupe longitudinale en montre aussi souvent deux qu'une, trés rarement d'avantage". Die beiden anderen Arten legen dagegen durchschnittlich drei erste Archesporzellen an, zu denen später bei Th. montanum noch zwei bis drei, bei Th. intermedium sogar bis acht hinzukommen. Für die letztere Art berichtet Modilewski: „Das Archespor entsteht gewöhnlich anfangs nur in der Zahl von drei Zellen, ... und endlich steigt deren Zahl bis auf 9—11." In ihrer weiteren Entwicklung laufen die beiden Arten parallel; die Embryosackmutterzelle wird unmittelbar zum achtkernigen Embryosack; dieser entwickelt

sich also nach dem Liliumtypus. Th. divaricatum soll dagegen erst drei Tochterzellen abgeben, von denen eine dann das Achtkernstadium erreicht; diese Art dürfte also wohl dem normalen Typus der Makrosporenentwicklung folgen: „quand il y a deux cellules-mères primordiales, une seule continue son développement, et se subdivise en trois cellules-filles superposées, dont l'inférieure ... s'agrandit rapidement pour donner le sac embryonnaire" (Guignard, 1885, S. 185). Die erwähnte Eigentümlichkeit, daß die Antipodenkerne schnell verschwinden, ist auch Th. divaricatum und intermedium eigen. Leider erlaubte auch hier die Kleinheit der Kerne keine eindeutigen Beobachtungen. „Les divisions ultérieures sont très difficiles à suivre en raison de la petitesse des noyaux; les antipodes ne se constituent pas à l'état de cellules au fond du sac, leurs noyaux disparaissent très rapidement", schreibt Guignard (a. a. O. S. 185). Und ähnlich drückt sich auch Modilewski aus. Er vermutet, daß „in dem unteren Teile des Embryosackes in einzelnen Fällen überhaupt keine Kerntetrade entsteht, sondern hier möglicherweise nur zwei Kerne vorhanden sind, von denen einer als Polkern funktioniert, der andere rasch zugrunde geht". Solche Unregelmäßigkeiten bei den Kernteilungen im antipodialen Ende des Embryosackes beobachtete auch Guignard. Vielleicht liegen ähnliche Verhältnisse auch bei Th. montanum vor. Es läßt sich ja nach Fig. 34 nur mit Wahrscheinlichkeit und nicht mit Bestimmtheit sagen, daß das Achtkernstadium erreicht wird. Was schließlich das Haustorium anbetrifft, so ist dieses am reifen Embryosack von Th. montanum wohl am ausgeprägtesten. Fast dieselbe Länge erreicht der Haustorialschlauch bei Th. intermedium. Bei Th. divaricatum dagegen beginnt er im entsprechenden Stadium gerade erst in die Plazenta einzudringen.

II. Die Embryoentwicklung und die postfloralen Veränderungen der Blüte.

1. Die Entwicklung des Embryos und des Endosperms.

Im Anschluß an die Beschreibung des Aufbaues der einzelnen Teile der Blüte will ich nun auf die Veränderungen eingehen, die an diesen durch die Befruchtung hervorgerufen werden. In der Makrospore entstehen das Endosperm und der Embryo. Ihre Bildung ist zuerst von Hofmeister (1858, 1859) beschrieben worden, der an verschiedenen Thesien, darunter auch Th. montanum, Beobachtungen anstellte. Ausführlicher als diese nur kurzen Angaben ist die Darstellung in der schon erwähnten Arbeit von Guignard (1885). Schließlich erinnere ich nochmals an die Arbeit von Modilewski (1928), wo auch die Entstehung des Endosperms geschildert ist.

Ist die Befruchtung durch einen der in die Fruchtknotenhöhlung gelangten Pollenschläuche vollzogen, beobachtet man als erste auffallende Veränderung eine starke Vergrößerung des Embryosackes: Einmal verlängert sich das Haustorium, indem es in die Plazenta weiter eindringt, dann aber bläht sich der vordere Teil stark auf und tritt nach Verdrängung des Nucellusgewebes schließlich aus der Samenanlage heraus. Dabei dehnt sich die Membran der Makrospore vornehmlich auf einer, meist der der Plazenta abgewendeten Seite. Diese Ausstülpung der Wand bewirkt, daß der ursprünglich an der Spitze der Samenanlage gelegene Eiapparat im typischen Falle nach der Plazenta zu verschoben scheint und später der Embryo eine vollkommen umgekehrte Lage erhält. Bei dem in Fig. 8a dargestellten befruchteten Embryosack sind die Lageverhältnisse umgekehrt. Die Membran hat sich nach der Plazenta zu vorgewölbt, so daß der Eiapparat an der äußeren Wand scheinbar emporgehoben ist. Die Synergiden werden nach Vermittlung der Befruchtung aufgelöst. Die zwischen ihnen gelegene Eizelle hat sich abgerundet und vergrößert. In dem in der Mitte gelegenen Ei ist der Spermakern noch sichtbar. Dagegen ist die Verschmelzung der Kernelemente im sekundären Embryosackkern wohl bereits vollzogen. Dieser hat sich von der Eizelle entfernt und liegt jetzt mitten im Zytoplasma der Makrospore. Dieses ist schaumig geworden und enthält zahlreiche kleine und größere Vakuolen.

Während die Eizelle zunächst noch einige Zeit ruht, beginnt mit der Teilung des sekundären Embryosackkerns die Endospermbildung. Diese geht in der gleichen Art vor sich, wie es für Th. divaricatum und intermedium von Guignard bzw. Modilewski beschrieben worden ist: Es entstehen zwei erste Endospermkerne, die sich ungefähr in der Längsachse der Samenanlage anordnen. Sofort entsteht zwischen beiden eine Wand. Diese trennt den vorderen Teil des Embryosackes, der die Eizelle enthält, von der großen Haustorialzelle ab. In letzterer erfolgen keine weiteren Teilungen, ihr Kern vergrößert sich schnell und erhält ein kennzeichnendes Aussehen. Im vorderen Ende des Embryosackes dagegen setzt eine lebhafte Bildung von neuen Endospermzellen ein.

Fig. 8b zeigt uns einen Längsschnitt durch eine Samenanlage. Er enthält 6 von den 16 bisher ausgebildeten Endospermzellen. Diese ± gleichmäßig angeordneten Zellen sind zu einem Nährgewebeapparat vereint, der deutlich von der riesigen Haustorialzelle durch eine gerade, dünne Wand abgeteilt ist und aus dem Nucellus in die Fruchtknotenhöhle hineintritt. Die Nährgewebezellen zeichnen sich gegen-

über den benachbarten Zellen durch ein reichlicheres, feinkörniges Plasma und einen etwa doppelt so großen Kern aus. In einem der Nachbarschnitte fällt die noch ungeteilte Eizelle durch ihr massiges, stärker gefärbtes Plasma auf. Sie ist der Embryosackseitenwand angeheftet, ragt also in das Endosperm hinein. Das Haustorium ist größer und damit reicher an Vakuolen geworden. In dem zugehörigen Nachbarschnitt (Fig. 8c) hat der Haustorialschlauch schon fast die ganze Plazenta der Länge nach durchwachsen. Er folgt ihrem Leitstrang und schließt sich dicht den Tracheïden an (vgl. auch Fig. 8d). Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß das Haustorium sehr zur Beschleunigung und Verstärkung der Zuleitung von Nahrungsstoffen zu dem wachsenden Endosperm und Embryo beiträgt. Aber noch eine zweite Aufgabe dürfte es erfüllen, nämlich die Nährstoffe in eine gut aufnehmbare Form umzuwandeln. Auf solche drüsige Tätigkeit deutet nach Tischler (1921/22, S. 131) und anderen Forschern das Vorhandensein eines großen hypertrophierten Kernes im Haustorium hin, denn dieser zeigt ganz ähnliche Veränderungen wie die Kerne mancher Drüsenzellen. Er befindet sich in dem vorderen, weiten Teile des Schlauches (Fig. 8b), ist an Plasmafäden aufgehängt und von einer dichten Plasmahülle umgeben. Er hat auffällig an Umfang zugenommen, jetzt ist er etwa 3—4 mal so groß wie die Endospermkerne. Seine Gestalt ist langgestreckt und am hinteren Ende zugespitzt. Der Nukleolus nimmt fast die Hälfte des Kernraumes ein. Auch er hat seine Form verändert und zeigt verschiedene Eindellungen und Auswüchse. Das Chromatin ist in zahlreichen stark gefärbten kleinen Klümpchen nahe der Wand zusammengeballt.

Dieser Haustorialkern bleibt während der ganzen Zeit der Embryoentwicklung bestehen. Er nimmt so mächtig an Umfang zu, daß er bald schon bei Betrachtung mit schwacher Vergrößerung auffällt. Zu einer Zeit, in der das Haustorium in lebhafter Tätigkeit begriffen ist, hat der Kern ein Aussehen, wie es in Fig. 8e—h wiedergegeben ist. Er ist in dem vorderen Teile der Haustorialzelle gelegen, die bis auf einige kleine Vakuolen von einem stark gefärbten Zytoplasma ausgefüllt ist. Der Kern hat eine amöboide Gestalt erhalten. Tiefe Einbuchtungen bzw. Auswüchse haben seine ursprünglich kugelige Gestalt so verändert, daß er auf Schnitten ein wurmförmiges oder verästeltes Gebilde darstellt, mitunter auch in mehrere Stücke zu zerfallen scheint. Eine ganz ähnliche Umgestaltung erfährt der meist in der Einzahl vorhandene Nukleolus; auch er hat sich stark vergrößert und ist ganz regelmäßig gelappt. Das Chromatin ist in Form von ver-

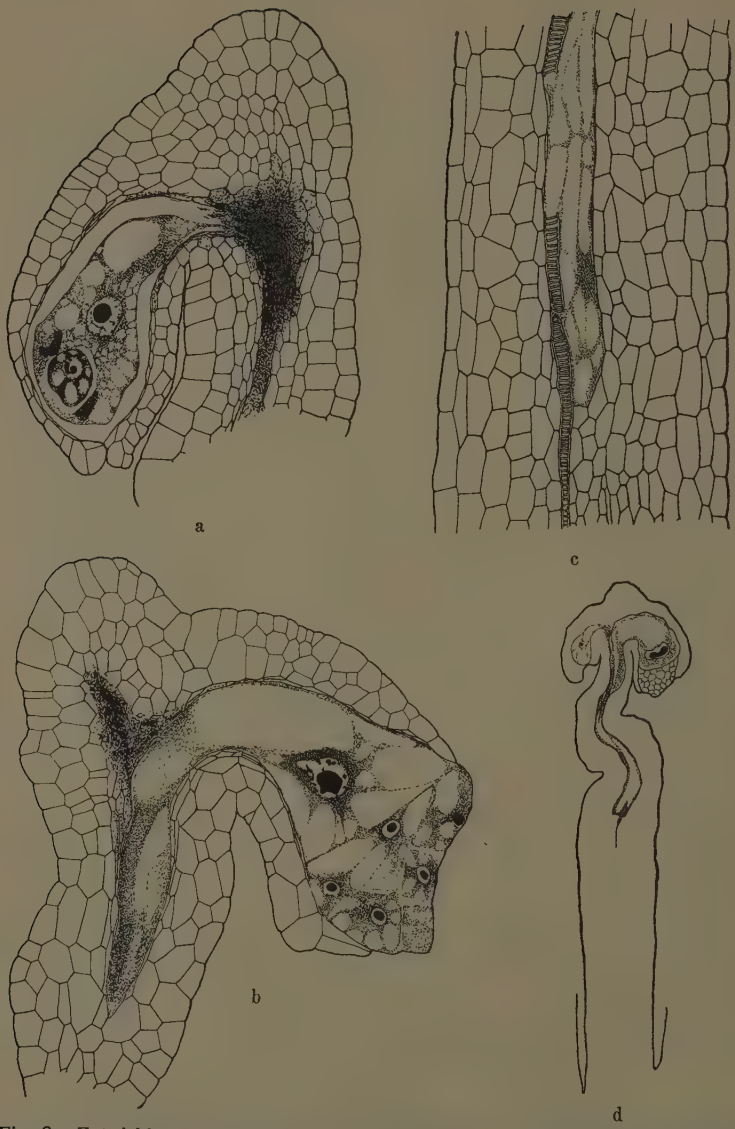


Fig. 8. Entwicklung von Embryo und Endosperm. — a: Befruchteter Embryosack; beim Kern der großen Eizelle ist der die Befruchtung vollziehende Spermakern noch zu erkennen; b: Endospermbildung; in der Haustorialzelle der sich vergrößernde Haustorialkern; c: unteres Ende des Haustorialschlauches, Nachbarschnitt von b; d: Längsschnitt durch eine Zentralplazenta mit etwas älterem Nährgewebeapparat. Vergr.: a—c 335fach; d 150fach.

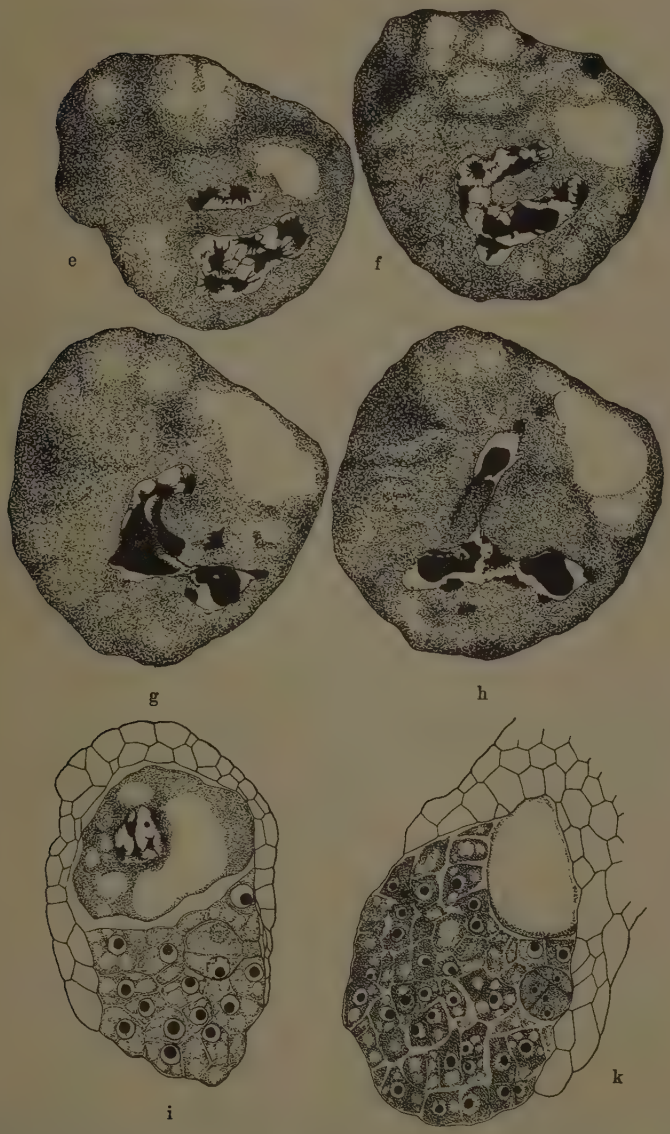


Fig. 8. e—h: vier aufeinanderfolgende Schnitte durch die Haustorialzelle mit dem hypertrophierten Kern; i, k: junge Embryonen im Nährgewebe der Samenanlage. — Vergr.: 335fach.

schieden großen Flocken vorhanden, von denen die größeren durch Ausläufer miteinander in Verbindung stehen.

Auf die Ähnlichkeit der Ausgestaltung der Haustorien der Santalaceae und verschiedener der ebenfalls hemiparasitischen Rhinantheae hat schon Schmid (1906) hingewiesen. Diese ist so auffallend, daß man tatsächlich einen Zusammenhang zwischen der Lebensweise und der Haustorienbildung annehmen möchte. Eine andere Parallelität besteht bei Thesium und verschiedenen Saprophyten und Parasiten bezüglich der ökologischen Verhältnisse und einer ± weitgehenden Reduktion in der Embryoausbildung.

Die Entwicklung des Keimes von Thesium läßt sich in ihren ersten Stadien schwer einwandfrei verfolgen. Nach den Beobachtungen von Hofmeister (1858, 1859) soll am Embryo ein kleiner Suspensor ausgebildet werden. Dagegen sprach sich Guignard (1885) aus. Nach ihm soll der Embryoträger fehlen und der Embryo in seinen ersten Entwicklungsstufen eine Zellkugel darstellen. Ich erhielt bei der Untersuchung von ganz jungen Keimlingen mehrfach den Eindruck, als ob die befruchtete Eizelle sich zuerst streckt und dann durch eine Wand in eine basale und eine apikale Zelle geteilt wird. Die Basalzelle teilt sich allem Anschein nach nochmals. Die so entstandenen beiden unteren Zellen des Proembryos stellen wohl einen Suspensor dar. Sie wachsen nicht weiter aus, sondern gehen bald zugrunde. Die Endzelle über ihnen schwillt zu einem Köpfchen an und teilt sich durch eine vertikale, dann durch horizontale und wieder vertikale Wände. So entsteht zunächst eine ± regelmäßige achtzellige Kugel.

Einen ganz jungen Proembryo beobachten wir zwischen den Zellen des Nährgewebekomplexes der Samenanlage von Fig. 8i. In seine kopfförmige Endzelle, die mittels einer Suspensorzelle der Embryosackwand aufzusitzen scheint, ist eine vertikale Wand eingezogen. — Einen älteren Keim zeigt uns Fig. 8k. Hier ist das obere Ende schon achtzellig geworden. Die Zellen des Embryoträgers sind anscheinend durch das anschwellende Endosperm zerdrückt worden.

Der Proembryo wächst dann allmählich zu einem typischen Dikotylenembryo heran. Er wird dabei vom Endosperm umwallt und immer mehr aus seiner ursprünglichen Lage gedrängt. Schließlich liegt er in der Längsachse der Frucht, und zwar mit dem Wurzelende nach oben. Während seiner ganzen Entwicklung dreht sich der Keim also um 180° (vgl. Hofmeister, 1859, und Hegelmayer, 1895). — Der fertige Embryo soll im Zusammenhange mit der reifen Frucht im nächsten Abschnitt beschrieben werden.

Die Ausgestaltung des Keimlings scheint also zuerst so zu verlaufen, wie es Hofmeister angedeutet hat, und erst später können dann nach Degeneration der basalen Zelle Bilder auftreten, wie sie uns Guignard gegeben hat. Es muß dennoch dahingestellt bleiben, ob die Entwicklung in der geschilderten Weise verläuft, oder ob doch die Eizelle völlig zur Ausbildung des Embryos verwendet wird, wie es Guignard gesehen haben will. Vielleicht liegt auch eine allmähliche Reduktion der Embryoentstehung vor, ein Übergang von Formen mit kleinem Embryoträger, wie Thesium alpinum und Th. intermedium (Hofmeister) über Th. montanum mit früh zugrunde gehendem Suspensor zu Th. divaricatum (Guignard), das den Embryoträger ganz verloren hat.

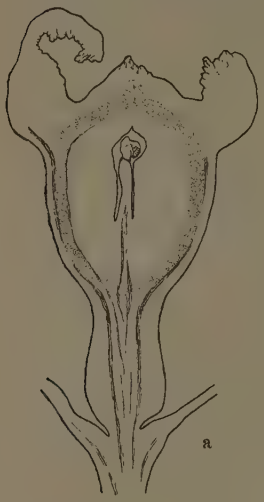
2. Die postflorale Umwandlung der Blüte und die Entwicklung der Frucht.

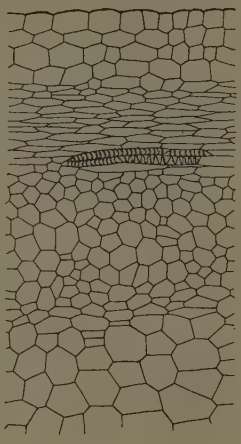
Sobald die Befruchtung vollzogen ist, verändert sich die Blüte auffällig. Ihr Fruchtknoten schwillt mächtig an, und die Blütenblätter verwelken und rollen sich nach innen ein. Die entleerten und zusammengeschrumpften Staubgefäße werden von den Perigonzipfeln eingewickelt. Der Griffel sinkt entweder sogleich in sich zusammen, oder er bleibt noch einige Zeit erhalten. Man sieht ihn dann zwischen den eingekrümmten Blütenblättern noch emporragen.

Die Einrollung des Perigons erfolgt bei Th. montanum im Gegensatz zu anderen Arten bekanntlich bis zum Grunde der Blüte. Sie kommt, wie von Reiche (1885) beschrieben worden ist, folgendermaßen zustande: Die großen Palisadenzellen unter der oberen Epidermis der Blütenhüllblätter „colabiren . . . und, indem sie jetzt einen geringeren Raum einnehmen als früher, veranlassen sie die unter ihnen gelegene parenchymatische Schicht, nach innen sich einzukrümmen“ — (1885, S. 668).

Der Fruchtknoten ist zuerst aus einem ganz gleichmäßigen Parenchym aufgebaut. In der entfalteten Blüte unterscheiden sich dann deutlich die inneren Zellen von den äußeren Schichten. Die dünnwandigen Parenchymzellen im Innern sind großlumig geworden und enthalten große Vakuolen. Durch ihr lebhaftes Wachstum haben sie das Anschwellen des Fruchtknotens bewirkt. Nach außen werden sie durch einen mehrschichtigen Mantel von kleineren Parenchymzellen begrenzt, der den Raum zwischen den Gefäßbündeln der Karpelle und des Perigons einnimmt. Die Abgrenzung dieses Gewebes ist in Fig. 2 durch eine punktierte Linie wiedergegeben. In der befruchteten Blüte wird die Schale von kleinlumigen Zellen noch auffälliger. Sie ist in einer jüngeren Frucht im oberen Teile des Fruchtknotens erst wenig

entwickelt. Bald darauf hat sie sich bis auf einen engen Kanal geschlossen. Nachbarschnitte zeigen, daß die Schale auf dem Gipfel des Fruchtknotens drei, seltener vier leistenartige Vorsprünge ausbildet, die sich in der Mitte treffen. —





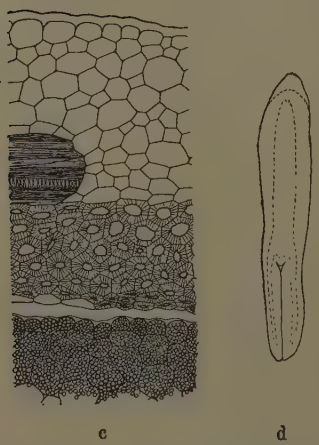


Fig. 9. a: Junge Frucht im Längsschnitt; b: Schale der jungen Frucht, Ausschnitt aus a; c: Schale und Endosperm einer reifen Frucht; d: Embryo aus einer reifen Frucht. — Vergr.: a 20fach; b 250fach; c 125fach; d 17fach.

Einzelheiten des anatomischen Baues zeigt uns Fig. 9b, ein Ausschnitt der letzten Abbildung in stärkerer Vergrößerung. Unter der aus gleichmäßigen Zellen bestehenden Epidermis und 3—5 Schichten Parenchymzellen, deren äußerste Chlorophyll enthalten, verläuft das Gefäßbündel eines Perigonzipfels. Es besteht aus engen Tracheïden mit ringförmigen oder spiraligen Wandverdickungen und zahlreichen langgestreckten Zellen. Unter diesem Leitbündel liegt die oben erwähnte Schale. Ihre isodiametrischen Parenchymzellen heben sich durch ihren größeren Plasmareichtum und das Vorkommen von Kalziumoxalatkristallen deutlich von dem auf sie folgenden weiten Parenchym des Fruchtknoteninnern ab. — Zwischen den zuletzt genannten Geweben des Fruchtknotens würde das Leitbündel eines Karpells verlaufen, falls ein solches im Schnitt getroffen wäre. Es würde uns bei geringerer Mächtigkeit die gleichen Elemente wie der äußere Leitstrang zeigen. — Schon jetzt läßt sich an den Zellwänden der Schale eine geringe Verdickung beobachten. Diese wird im Laufe

der Weiterentwicklung immer ausgeprägter. Schließlich bildet sie als Hartschicht den wesentlichsten Teil des Perikarps der reifen Frucht.

Gleichzeitig wächst das Endosperm immer mehr heran und verdrängt das parenchymatische Binnengewebe endlich völlig. Aber auch der Fruchtstiel erfährt eine Umgestaltung. Er schwillt auffallend an (vgl. Fig. 9a) und wird zu einem Elaiosom, wie es ähnlich für verschiedene Thesiumarten von Sernander (1906; vgl. auch Ulbrich, 1928) beschrieben worden ist. Ihm kommt sicher die gleiche Bedeutung für die Verbreitung der Frucht zu wie den Ölkörperchen der anderen Arten, die von Ameisen verschleppt werden.

Die nußartige Schließfrucht ist im reifen Zustande 3—4 mm lang und von kugeliger bis eiförmiger Gestalt. Sie sitzt dem zum Elaiosom umgebildeten Fruchtstiele auf und trägt auf ihrem Gipfel die eingerollte Blütenhülle. Im frischen Zustand ist das Nüßchen glatt und von grüner Farbe. Das 2—3 mm lange Ölkörperchen ist lebhaft zitronengelb. Da es von ziemlich zarter Beschaffenheit ist, vertrocknet es schnell, so daß es an älteren Früchten nicht mehr zu finden ist. Diese werden übrigens — auch wenn sie mit der Pflanze in Verbindung bleiben — bald trockenhäutig; ihre Oberfläche zeigt dann als feine Skulptur den Verlauf der Gefäßbündel. Der innere Aufbau der Frucht läßt sich gut an medianen Längsschnitten untersuchen (vgl. hierzu die Abbildungen bei Le Maout et Decaisne, 1868, und Guignard, 1885). Das Elaiosom besteht aus einem lockeren Gewebe, das von einem ziemlich starken Zentralzylinder durchzogen wird. Es wird von einer mit starken Außenwänden versehenen Epidermis bedeckt. Wie ein Querschnitt zeigt, enthält der Zentralzylinder sieben Gefäßbündel, die in plasmareiche Parenchymzellen eingebettet sind. Das Rindengewebe ist mehrere Schichten stark. Seine dünnwandigen abgerundeten Zellen enthalten zahlreiche Tropfen fetten Öles. In den äußeren Lagen nimmt der Ölgehalt zu. — Die Nuß wird allseits von einer festen Schale umgeben. In ihrer Achse liegt der langgestreckte Embryo, rings von Endosperm eingeschlossen. Zur Erläuterung des Baues der Fruchtwand diene Fig. 9c, ein kleiner Teil eines Längsschnittes durch eine noch nicht ganz ausgereifte Nuß. Wir erkennen die durch die Lage der Leitbündel bestimmten Schichten wieder, die uns bereits Fig. 9b zeigte. Das angeschnittene Bündel besteht aus Tracheïden und dünnen, spindelförmigen Zellen. Zwischen ihm und der mit stark verdickten Außenwänden versehenen Epidermis liegen mehrere Lagen großer isodiametrischer Parenchymzellen. Die äußersten von ihnen führen Chlorophyll. Unter der Parenchymschicht und dem Leitbündel liegt die skleren-

chymatische Schale. Ihre Zellen sind isodiametrisch und etwas kleiner als die der äußeren Lagen. Sie zeichnen sich durch stark verdickte und verholzte Wandungen mit vielen Tüpfelkanälen aus. — Das Endosperm füllt den von der Hartschicht umschlossenen Raum völlig aus. Es hat die übrigen Bestandteile des Fruchtknotens bis auf kleine, kaum nennenswerte Reste verdrängt. Das Nährgewebe ist von einer starken Kutikula bedeckt, die zwischen die Zellen der obersten Schicht leistenartig vorspringt. Im Schnitt bietet sich uns ein Bild dar, wie es in obiger Abbildung wiedergegeben ist und auch schon von Netolitzky (1926) beschrieben wurde. Die dünnwandigen runden Endospermzellen sind mit Nährstoffen angefüllt. Die mikrochemische Untersuchung ergibt fettes Öl und Aleuronkörner, die gleichen Inhaltsstoffe, die Nägeli (1858) im Endosperm und im Embryo von Thesium rostratum fand. Um den Embryo herum ist das Nährgewebe nach Netolitzky in „Quellgewebe" umgewandelt. —

Der ± spindelförmige Embryo, der je nach seinem Alter mehr im oberen Teile oder in der Mitte der Frucht liegt, ist in Fig. 9d im Längsschnitt dargestellt. Das in der Frucht nach oben gerichtete, aus Radikula und Hypokotyl bestehende Ende ist verhältnismäßig massig. Ihm sitzen die beiden Keimblättchen auf. Sie bilden das untere Ende des Keimes. Zwischen ihnen erkennt man die Plumula als einen kleinen Hügel. Im Inneren des Embryos sind die Histogene schon deutlich unterscheidbar: eine einfache Dermatogenschicht, ungefähr zehn Lagen quaderförmiger Periblemzellen und ein aus langgestreckten, dünnen Elementen aufgebautes Plerom. Der Umriß des Pleroms und der der Wurzelhaube der Radikula sind in der Zeichnung angedeutet.

III. Zur Entwicklungsgeschichte des Kormus.

1. Die Keimung.

Eine Keimpflanze von Thesium montanum, allerdings ein schon älteres Stadium, ist von Irmisch (1853) beschrieben und abgebildet worden. Den Keimungsvorgang schilderte dann Schultz (1854). Seine Angaben wurden von Solms-Laubach (1868) und von Kerner (1887) bestätigt. Dann wurde die Keimung von Heinricher beobachtet, zuerst bei Th. alpinum (1899), dann auch bei Th. montanum und anderen Arten (1921). Nach vielen vergeblichen Versuchen gelang es diesem Forscher, die Bedingung für die Keimung zu erkennen, die darin besteht, daß die Früchte sofort nach ihrer Reifung in den Erdboden gebracht werden müssen. Sie keimen dann im ersten Jahre nach der Aussaat, aber auch noch in den folgenden Jahren. „Im Erdboden bleibt die Keimfähigkeit frisch ausgelegter Früchte also mehrere Jahre erhalten" (1929, S. 293).

Mit dem Ziele, den langen Ruhezustand der Thesium-Nüßchen zu verkürzen, stellte ich eine Reihe von Versuchen an. Aus der Tatsache, daß nur frische

Früchte im Erdboden, also im gequollenen Zustand keimfähig bleiben, und aus dem erwähnten Vorkommen von erst nach Jahren keimenden Nüßchen, sogenannten „Trotzern", schloß ich auf Schwierigkeiten in der Aufnahme des zur Keimung nötigen Wassers. Die Ursache hierfür sah ich in der Fruchtschale, deren Hartschicht wohl zweifellos ein Hindernis für das eindringende Wasser darstellt. Dieser Widerstand mußte geschwächt oder beseitigt werden, wenn die Versuche den gewünschten Erfolg haben sollten. Ich ging deshalb folgendermaßen vor:

Die Nüsse wurden zunächst gründlich gereinigt (durch Abseifen und Wässern), dann wurde ihre Oberfläche sterilisiert (mit 96%igem Alkohol, 1%igem Bromwasser oder 3%igem Wasserstoffsuperoxyd). Dann wurden sie längere Zeit in abgekochtem Wasser gequellt, oder es wurde das Eindringen des Wassers in die sklerenchymatische Fruchtschale durch Evakuierung mittels Wasserstrahlpumpe unterstützt. Bei einigen Versuchsreihen wurde die Fruchtwand teilweise oder ganz entfernt. Die so vorbereiteten Früchtchen wurden zum Keimen in Petrischalen oder Glasröhren auf Fließpapier ausgelegt, das mit destilliertem Wasser oder — um etwaigen Einfluß von Salzlösungen zu prüfen — mit Knopscher Nährlösung befeuchtet war. Die Kulturen wurden bei Zimmertemperatur oder im Thermostaten (20° oder 25° C) aufbewahrt. Einige Versuchsreihen suchte ich durch Reizmittel zu beeinflussen: 18stündige Ätherisierung, Einwirkung niedriger Temperatur (+ 7 bis + 14° C) oder Temperaturwechsel (längere Zeit lang Wechsel zwischen 19° und 25° C oder 5 Tage über abwechselnd 17 Stunden bei 14° und 6—10 Stunden bei 20°). — Diese Versuche wurden meist unter Wechsel von Licht und Dunkelheit ausgeführt; nur die Früchte im Thermostaten sind kaum belichtet worden.

Die Versuche mußten leider vorzeitig (nach 3—4 Monaten) abgebrochen werden, ohne daß eine Keimung erfolgt wäre. Die Kulturen ließen sich trotz wiederholter Desinfizierung nicht rein halten, verpilzten vielmehr immer wieder.

Ein besseres Ergebnis hatte ich bei Kulturversuchen, die ich in ähnlicher Weise anstellte, wie sie Heinricher (1921) bei der Aufzucht der Gattung Thesium mit Erfolg angewendet hat. — Nach einer sorgfältigen Auslese von nur gut entwickelten, unbeschädigten Saatgut erfolgte die Aussaat sofort, spätestens am 10. Tage nach der Ernte. Die Früchte wurden in Blumentöpfen oder Schalen ausgelegt, die mit Komposterde, Sand oder kalkhaltigem Sandboden vom natürlichen Standort des Th. montanum gefüllt waren. In einer Reihe von Versuchen wurde unser Parasit erst ausgesät, nachdem in den Kulturgefäßen schon Wirtspflanzen aufgegangen waren. Ein Teil der Saatschalen wurde dauernd in einem mäßig warmen Gewächshaus untergebracht, die übrigen wurden im Garten aufgestellt, im Winter also dem Frost ausgesetzt. — Die Keimungsversuche wurden im ersten und im zweiten Jahre nach der Aussaat beobachtet.

Als Kulturen ohne Wirtspflanzen wurden verschiedene Versuchsreihen angelegt: solche mit einem, solche mit wenigen (drei), schließlich einige mit vielen (30—60) Früchten, jedesmal wie oben angegeben auf verschiedenen Böden bzw. unter anderen Bedingungen. Immer

wurde angesamtes Unkraut sofort entfernt. — Die erste Reihe, Einzelkulturen, ergab keine einzige Keimung. Es würde zu weit führen, wollte man aus diesem Ergebnis irgendwelche Schlüsse ziehen. Das verbietet das sehr niedrige Keimprozent des Saatgutes, das sich bei den übrigen Versuchen ergibt. — Bei der zweiten Reihe von (9) Versuchen mit je drei ausgelegten Früchten keimten im ersten und im

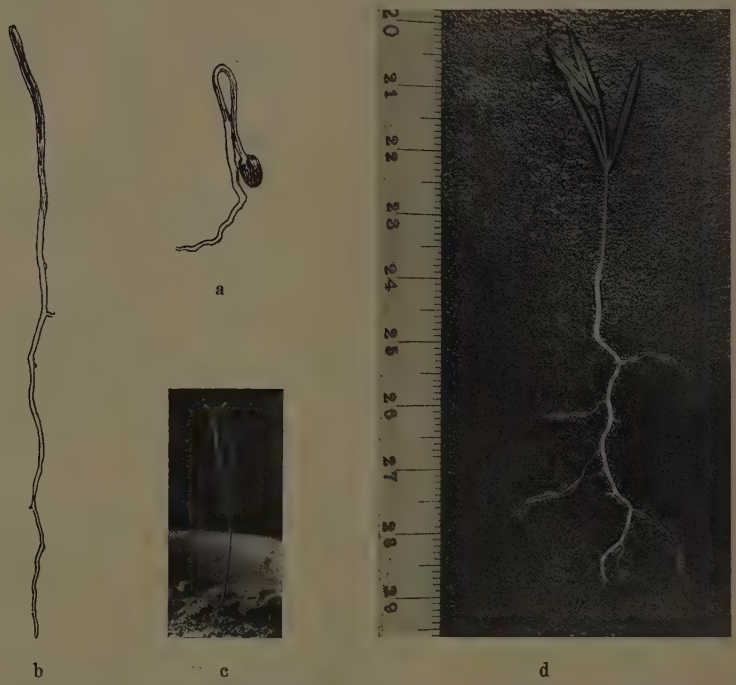


Fig. 10. Entwicklungsfolge von Keimpflanzen. — a: Keimling beim Durchbruch der Erdoberfläche; b: Keimpflanze z. Z. der Anlage der Seitenwurzeln; c: Entfaltung der Kotyledonen; d: etwa zwei Wochen alte Keimpflanze. Vergr.: a—c: natürliche Größe; d: wenig verkleinert.

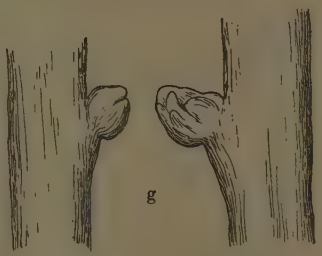
zweiten Jahre nach der Aussaat je eine Pflanze, und zwar in einem Blumentopf mit kalkigem Waldboden bzw. mit Komposterde, die im Garten durchgefroren waren. — Die gleiche Beobachtung, daß die Winterkälte einen fördernden Einfluß auf die Keimung ausübt, konnte ich bei den übrigen Kulturen machen: Die Dichtsaatkulturen sowohl mit als ohne Wirt brachten in fast jedem Falle Keimpflanzen, wenn im Winter der Frost hatte einwirken können. Bei den vor Kälte geschützten

Dichtsaaten dagegen fand keine einzige Keimung statt. Es scheint danach eine Keimung für Thesium montanum nur unter den Temperaturbedingungen, wie sie der Standort der wildwachsenden Pflanze bietet, möglich zu sein.

e

f

Die Ergebnisse der Dichtsaatkulturen gehen aus der folgenden Liste hervor (s. S. 176). In diese sind nur solche aufgenommen, die dem Winterfrost ausgesetzt waren. Vergleicht man die Zahl der Keimlinge, kann man bei den Kulturen ohne Wirt ein im Durchschnitt niedrigeres Keimprozent als bei denen mit Wirt (im ersten Jahr 4,08 : 6,84) feststellen. Wenn auch dies Ergebnis wegen der verhältnismäßig geringen Zahl und Dauer der Kulturen nicht viel besagt, bedeutet es doch eine neue Bestätigung für die Vermutung Heinrichers, daß „die Beigabe eines geeigneten Wirtes auf den Prozentsatz der Keimungen einen fördernden Einfluß übt“ (1921, S. 293). Eine Wirtsauswahl scheint Thesium montanum nicht zu treffen, zumindest



g

Fig. 10. — e: etwa acht Wochen alte Pflanze; f: ihr Wurzelsystem; g: Adventivknospen am Hypokotyl der in e wiedergegebenen Pflanze. Vergr.: e: auf etwa die Hälfte verkleinert; f: natürliche Größe; g: 7,5fach.

dürfte diese nur gering sein. Dafür sprechen auch die Literaturangaben und meine Beobachtungen an wild wachsenden Stöcken. Außer auf den genannten Wirtspflanzen fand ich die Haustorien von Th. montanum an den Wurzeln von Teucrium Chamaedrys, Antericum ramosum, Sesleria caerulea und verschiedenen anderen Gräsern. Irmisch (1853) nennt noch die Wirte: Orchis militaris, Gymnadenia conopea und Cypripedium. Es sei besonders darauf hingewiesen, daß Th. montanum auch auf Pinus Strobus keimte und deren Wurzeln angriff, wenn hier auch die Entwicklung gegenüber der mit anderen Wirten zurückblieb. Es steht dieses Verhalten im Gegensatz zu dem von Th. rostratum M. et K., das nach Heinricher (1921) auf Koniferen nicht gedeiht.

Boden	Wirt	im Winter	Ernte der Saat	Aussaat	Zahl der ausgelegten Früchte	Keimlinge im 1. Jahre		Keimlinge im 2. Jahre	
						Zahl	%	Zahl	%
kalk. Waldboden	—	Im Garten im offenen Beet durchfroren	3. 8. 30	4. 8. 30	60	1	1,7	4	6,8
sand. Blumenerde	—		3. 8. 30	13. 8. 30	35	3	8,6	—	—
Komposterde	—		10. 8. 30	15. 8. 30	50	1	2,0	—	—
„	Poa compressa		15. 7. 30	25. 7. 30	30	6	20,0	2	8,3
„	Dactylis glomerata		8. 7. 30	17. 7. 30	30	—	—	1	3,3
Blumenerde	Agrostis alba		15. 7. 30	25. 7. 30	30	1	3,3	1	3,4
Komposterde	Ononishircina		8. 7. 30	17. 7. 30	33	2	6,1	1	3,2
„	Astragalus falcatus		3. 8. 30	4. 8. 30	40	3	7,5	—	—
Blumenerde	Pinus strobus		3. 8. 30	4. 8. 30	40	4	10,0	3	8,3

Die Keimung erfolgt epigäisch, und zwar Anfang Mai. Sobald das Würzelchen des Keimlings im Boden verankert ist, durchbricht das Hypokotyl die Erdoberfläche und zieht die Keimblätter nach sich. Diesen Augenblick zeigt uns Fig. 10a. Die nach unten gekrümmten Kotyledonen stecken mit ihren Spitzen noch in der Frucht. Die Teile des jungen Pflänzchens, die aus der Erde hervorgetreten sind, sind bereits ergrünt. — Eine etwas ältere Keimpflanze ist in Fig. 10b dargestellt. Ihre schneeweiße Wurzel bohrt sich schnell in die Erde und beginnt bereits Seitenwurzeln auszutreiben. Die etwa 1,5 cm langen, schmalen, linealischen Keimblätter haben sich aufgerichtet und stehen nun dicht nebeneinander. Wenn sie sich entfalten, wird zwischen ihnen der Vegetationspunkt des Sprosses sichtbar (vgl. Fig. 10c). — Schon etwa 2 Wochen nach der Keimung hat sich ein stattliches Pflänzchen entwickelt (Fig. 10d). Über den Kotyledonen ist die Sproßachse ver-

längert. An ihr stehen vier schmale lanzettliche Blättchen, zu zweien in fast gleicher Höhe. Der Hauptwurzel entspringen mehrere dünne Seitenwurzeln von verschiedener Länge. An einer von ihnen ist bereits ein Haustorium angelegt worden. Es ist ein etwa stecknadelkopfgroßes Knötchen und fällt durch seine weiße Farbe sofort auf. Diesem Stadium entspricht ungefähr die von Irmisch (1853) beschriebene Keimpflanze. — Eine etwa 8 Wochen alte Pflanze ist in Fig. 10e, f dargestellt. Sie hat ungefähr die Größe, die im ersten Jahre erreicht wird. Ihr Wurzelsystem und ihr Sproß haben sich ansehnlich vergrößert. Die Wurzeln sind mit vielen Haustorien von verschiedener Größe besetzt, stellenweise so reichlich, daß sie wie Perlschnüre aussehen. Durch die Saugorgane ist der Parasit fest mit der Wurzel der Wirtspflanze verbunden. Der stark verlängerte Stengel trägt außer den Kotyledonen 11 Laubblättchen; vom dritten Blatt an sind diese ausgesprochen wechselständig angeordnet. Am Hypokotyl sind die zwei kleinen Adventivknospen entstanden, die in Fig. 10g vergrößert wiedergegeben sind.

Während der epikotyle Teil des Sprosses im nächsten Frühjahr zugrunde geht, bleibt das hypokotyle Glied als Wurzelstock erhalten. Die Adventivknospen treiben aus und bilden die Laubsprosse, die schon bei der einjährigen Pflanze eine stattliche Größe erreichen.

2. Zur Anatomie der erwachsenen Pflanze.

Über die Anatomie der Gattung Thesium liegen in der Literatur mehrere Arbeiten vor. Chatin (1892) gab eine umfassende Darstellung zahlreicher Arten, darunter auch Th. montanum. Und Behm (1895) hat bei seinen vergleichenden Untersuchungen der Struktur von Achse und Blatt der Santalaceen auch unsere Art berücksichtigt. Weiter verweise ich auf Hieronymus (1889) und Solereder (1899). Leider vermissen wir bei den Arbeiten über Th. montanum die zur Beschreibung nötigen Zeichnungen.

Der Stengel. — Die aufrechten kantigen Stengel haben eine verhältnismäßig hohe Biegungsfestigkeit. Diese verdanken sie dem starken Festigungsring, den uns die Querschnittsübersicht (Fig. 11a) zeigt. Zwischen den zahlreichen kollateralen Gefäßbündeln sind — im Gegensatz zu anderen Arten — alle Markstrahlzellen verholzt. Der vergrößerte Ausschnitt (Fig. 11b) zeigt, daß ihre Wände stark verdickt und mit einfachen Tüpfeln versehen sind. Von diesen Festigungszellen unterscheiden sich die ebenso stark verdickten und verholzten Elemente des Hadroms durch das Vorkommen von gehöften Tüpfeln. Ein Längsschnitt zeigt, daß die engeren Leitungselemente Tracheïden, die weiteren Tracheen mit einfachen Querwanddurchbrechungen sind. In älteren Stengeln sind die Tracheen vorwiegend mit spiraligen Wandverstärkungen ausgestattet. Tracheen und Tracheïden sind ebenso wie die englumigen, zarten Elemente des Leptoms auf dem Querschnitt in ± deutlichen, vom Kambium ausgehenden Reihen angeordnet. Auf der Außenseite sind die Gefäßbündel jeweils von einer Scheide typischer Bastfasern geschützt, deren starke Wände verholzt sind und feine Tüpfelkanäle aufweisen. Das vom

Holzring umschlossene Mark besteht aus einem weitlumigen Parenchym mit engen Interzellularen. Das Rindengewebe setzt sich aus runden Parenchymzellen zusammen, die in den äußeren Lagen Chlorophyll enthalten. An den Stengelkanten ist das Rindenparenchym vor einer Bastscheide in einen Strang von Eckenkollen-

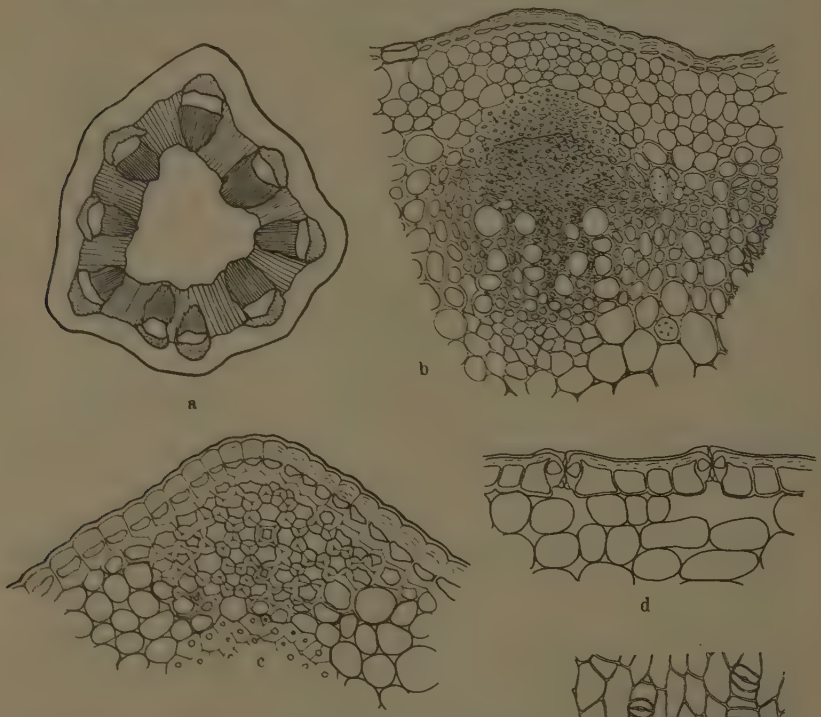


Fig. 11. Innerer Bau des Stengels. — Übersicht des Stengelquerschnitts; b: Gefäßbündelquerschnitt, vergrößerter Ausschnitt von a; c: Kollenchym der Stengelkante, vergrößerter Ausschnitt von a; d: Teil eines Stengellängsschnittes mit Spaltöffnungen; e: Epidermis, Flächenansicht. Vergr.: a 50fach; b—d 250fach; e 125fach.

chym umgewandelt (vgl. Fig. 11c). In alten Stengeln wandeln sich vereinzelte Zellen der Rinde zu Sklereïden um. Den äußeren Abschluß bildet eine einschichtige Epidermis, die von einer ansehnlichen Kutikula bedeckt wird. Die äußeren Membranen der Oberhaut und etwas weniger auch ihre Innenwände sind durch Zelluloseschichten verdickt, so daß nur noch ein ganz schmales Zellumen übrig bleibt.

Die Epidermis des Stengels ist von zahlreichen Spaltöffnungen durchsetzt. Diese sind ganz normal gebaut (vgl. Fig. 11d). Bemerkenswert ist ihre Anordnung, die nach de Bary (1877) eine Ausnahme von der allgemeinen Regel dar-

stellt, daß nämlich die Spalten an längsgestreckten Teilen deren Längsrichtung parallel stehen. Wie die Oberflächenansicht (Fig. 11 e) zeigt, stehen die Stomata in Längsreihen oder einzeln stets unter sich parallel und quer zur Längsachse des Stengels. Ihre länglichen Schließzellen werden auf beiden Seiten von 1—3, ihnen parallelen Nebenzellen begleitet.

Das Blatt. — Das lineal-lanzettliche Blatt wird von 1—3 Hauptnerven durchzogen und hat einen ziemlich gleichförmigen Aufbau. Die Blattspreite ist allseits von einer einfachen Epidermis bedeckt. Die Oberhautzellen grenzen mit fast ebenen Wänden aneinander und sind im allgemeinen in Richtung der Mittelrippe langgestreckt. Ihre Zellmembranen sind verhältnismäßig wenig verdickt, am stärksten die von einer feinen Kutikula bedeckten Außenwände. Die Blattränder erscheinen, wenn man sie mit stärkerer Vergrößerung betrachtet, dadurch schwach gezähnt, daß die Außenwände der Epidermiszellen im oberen Teile ein wenig spitz vorgewölbt sind. Außer diesen haarartigen Bildungen kommen am Blatt und auch am Stengel keine Trichome vor.

Die Anordnung und der Bau der Spaltöffnungen sind ähnlich wie am Stengel. Auf der Blattoberseite (Fig. 12 a) stehen diese quer zur Längsachse des Blattes und in Reihen parallel zum Mittelnerv. Weniger regelmäßig ist die Verteilung der Stomata auf der Blattunterseite (Fig. 12 b). Hier sind diese nur nahe den Hauptnerven in geschilderter Weise angeordnet, stehen sonst jedoch in beliebiger Richtung zwischen den Epidermiszellen von verschiedenster Gestalt. — Die den Spaltöffnungen parallelen Nebenzellen können durch eine zum Spalt senkrechte Wand geteilt sein.

Erwähnt sei das Vorkommen von kristallinischen (zum Teil sphärokristallinischen), doppelbrechenden Massen in manchen Epidermiszellen. Sie sind wahrscheinlich fettartiger Natur (vgl. Behm, 1895 und Linsbauer, 1930).

Das Mesophyll ist im jungen Blatt meist ziemlich gleichmäßig aus 7 bis 8 Lagen rundlicher chlorophyllhaltiger Parenchymzellen aufgebaut (Fig. 12 c). In älteren Blättern strecken sich diese Zellen senkrecht zur Oberfläche. Zuerst werden die obersten zwei Zellagen palisadenartig, dann das gesamte Mesophyll bis auf die mittleren Schichten, in denen die Blattnerven eingebettet sind. Die Hauptnerven stellen verhältnismäßig schwache Gefäßbündel dar, der Gefäßteil besteht aus englumigen, spiralig verdickten Gefäßen und Tracheïden, der Siebteil aus zahlreichen zarten Elementen (vgl. Fig. 12 c). Die sich gleichmäßig über das ganze Blatt verteilenden Leitbündel enden stets in einer oder in mehreren (2—5) zu einem Bündel vereinten Endtracheïden. Diese sind kolbig aufgetrieben und besitzen in ihren verholzten Membranen zahlreiche spaltförmige Hoftüpfel (Fig. 12 d). Hin und wieder findet man auch Gruppen von Speicher-Tracheïden einzeln, d. h. ohne Zusammenhang mit dem Leitbündelsystem, im Mesophyll eingebettet.

Während Kristalle gänzlich fehlen, sollen nach Radlkofer (1886) und Behm (1895) im Mesophyll von Th. montanum verkieselte Zellgruppen ziemlich häufig sein. Ich konnte an dem mir vorliegenden Material diese Bildungen nicht auffinden.

Zu erwähnen ist noch, daß in älteren, ausgewachsenen Blättern die äußeren Mesophyllschichten über den Hauptnerven und an den Blatträndern kollenchymatisch werden.

Die Wurzel. — Von der senkrecht in den Boden hinabsteigenden Hauptwurzel gehen nach allen Seiten sich weiter verzweigende Wurzeln ab. Sie tragen die Saugwurzeln, deren anatomische Verhältnisse uns seit den Untersuchungen von Solms-Laubach (1868) bekannt sind.

Eine junge Wurzel hat einen ganz normalen Bau. Ein Rindenmantel aus zartem Parenchym umgibt einen Zentralzylinder, der in Fig. 13a im Querschnitt dargestellt ist. Der Zentralzylinder wird von der durch feine Casparische Streifen gekennzeichneten Endodermis abgegrenzt. Innerhalb seines Perikambiums sehen wir ein aus wenigen Elementen bestehendes diarches Gefäßbündel mit zwei schmalen Leptomsträngen.

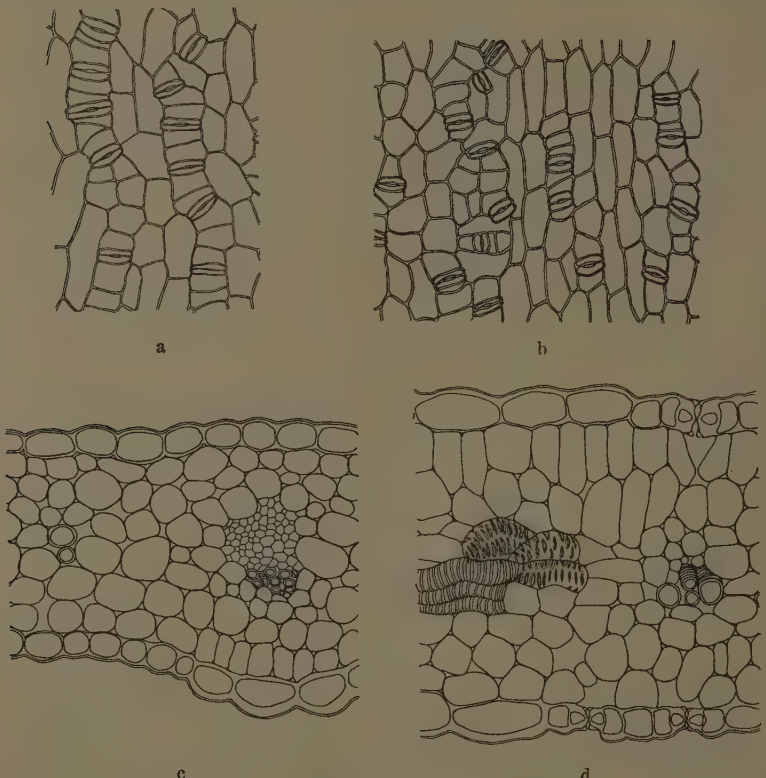
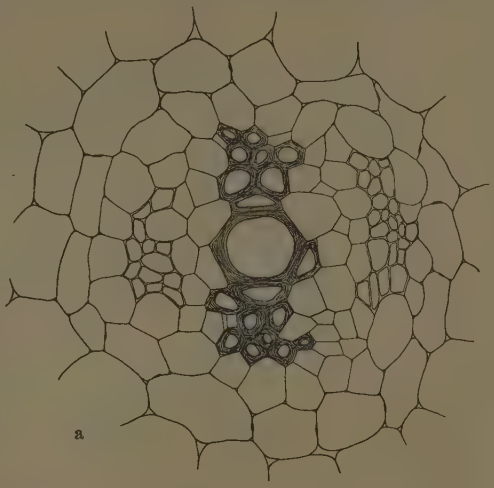


Fig. 12. Bau des Blattes. — a: Epidermis der Blattoberseite; b: Epidermis der Blattunterseite; c: Teil eines Blattquerschnittes; d: Teil eines Blattlängsschnittes. — Vergr.: a, b 125fach; c, d 250fach.

Während die Wurzel sekundär in die Dicke wächst, bilden sich in ihrer Rinde und ihrem Zentralzylinder sklerenchymatische Elemente aus. Das zeigt uns schon der Querschnitt durch eine noch verhältnismäßig dünne Wurzel in Fig. 13b. Die Rinde ist hier nach außen von einer ansehnlichen Exodermis abgeschlossen. Zwischen den mit Stärke angefüllten Zellen des Rindenparenchyms[1]) befinden sich

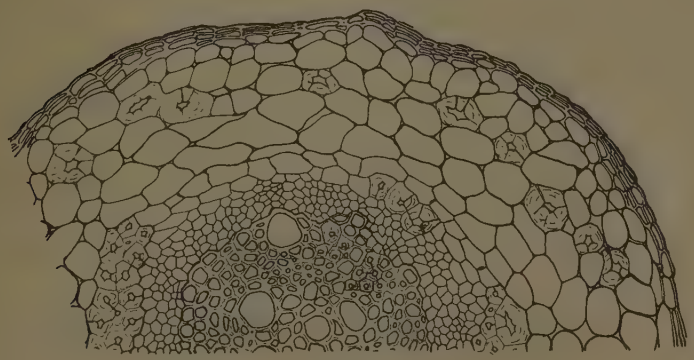
1) Nägeli (1858) gibt an, daß die Wurzel von Thesium alpinum keine Stärke enthalte. Ich fand jedoch in der Wurzel und im Rhizom reichliche Mengen Stärke. Das untersuchte Material war Anfang September 1929 gesammelt.

zahlreiche einzelne oder zu 2—3 vereinte Sklerenchymzellen mit feinen Tüpfelkanälen. Einzelne Sklereïden treffen wir auch noch innerhalb des Endodermisringes an. In diesen haben sich auch zwei Bastscheiden eingegliedert, die den Zentralzylinder schützend umlagern. Das Leptom umgibt als ein Ring von kleinen zarten Zellen den zentralen Holzkörper. Dieser hat einen ähnlichen Bau wie der des Stengels. In älteren Wurzeln erhalten die Holzelemente eine deutliche Anordnung in radialen Reihen.



a

Der Wurzelstock. — Das Rhizom ähnelt in seinem Bau der Wurzel und dem Stengel. In der Struktur seines Zentralzylinders kommt es dem Stengel insofern näher, als in der Mitte ein ± starkes Mark vorhanden ist. Im Holze bleiben die Mark-



b

Fig. 13. Bau der Wurzel. — a: Querschnitt durch den Zentralzylinder einer jungen Wurzel; b: Querschnitt durch eine etwas ältere Wurzel. — Vergr.: a 625fach; b 165fach.

strahlen erhalten. Ihre Zellen sind ebenso wie die des Markes und der Rinde mit Stärke angefüllt. Wie in der Wurzel liegen in den äußeren Lagen der Rinde zahlreiche einzelne Sklereïden. Über den Siebteilkappen sind die Baststränge nur wenig ausgeprägt. Die Oberfläche des Wurzelstockes ist von einer ansehnlichen Korkschicht bedeckt.

Zusammenfassung.

1. Am Blütenvegetationspunkt entstehen nacheinander jeweils gleichzeitig die Zipfel des Perigons (im Normalfall fünf), vor diesem die fünf Staubblätter und endlich die drei Fruchtblätter. Letztere verwachsen zu einem unterständigen Fruchtknoten, der in seiner Höhlung eine zentrale Plazenta mit drei nackten Samenanlagen birgt.

2. Die erwachsene Blütenhülle zeigt in ihrem unteren verwachsenen grünen Teil denselben Aufbau aus Parenchymgewebe wie der Fruchtknoten; ihre oberen weißen Zipfel enthalten dagegen ein Mesophyll, das dem typischer Blumenblätter ähnelt. Kennzeichnend ist, daß die feinen Papillen der Oberseite an den Rändern und vor allem an den Spitzen der Zipfel zu Trichomen ausgewachsen sind und daß am Grunde der Perigonzipfel hinter den Antheren je ein Schopf langer einzelliger Haare sich befindet.

3. In den dithekischen Antheren dürfte sich das Archespor ganz typisch entwickeln. Die fertige Antherenwand besteht aus der Epidermis, dem Endothecium, der „später zerdrückten Schicht" und dem Tapetum, die alle meist einschichtig sind und schließlich bis auf die ersten beiden Schichten verdrängt bzw. aufgelöst werden. Das Tapetum hat mehrkernige Zellen und ist nach seiner Funktion ein Sekretionstapetum.

4. Nachdem sich das Antherenarchespor durch mehrere vegetative Teilungen vergrößert hat, erfolgt in den Pollenmutterzellen die Reduktionsteilung. Wegen der Kleinheit der Kerne und der Chromosomen gestaltet sich die Untersuchung der Kernverhältnisse schwierig. In der Diakinese dürfte eine Anordnung der Chromosomen zu 12 Paaren erfolgen. — In dem aus den tetraederförmigen Mikrosporen auskeimenden Pollenschlauch wurden neben dem vegetativen Kern zwei Spermakerne vorgefunden.

5. Während aus der Mitte des Vegetationspunktes allmählich eine säulenförmige Plazenta wird, entwickeln sich um diese herum die miteinander verwachsenen Fruchtblätter und vereinen sich schließlich zu einem säulenförmigen Griffel, der in eine kugelige, später schwach dreilappige, mit Papillen besetzte Narbe endigt.

6. In den nackten Samenanlagen entsteht in der hypodermalen Schicht ein mehrzelliges Archespor, dessen Zellen, ohne vorher Schichtzellen abgegeben zu haben, zu Embryosackmutterzellen werden. Gewöhnlich wird die Reduktionsteilung nur in einer Embryosackmutterzelle zu Ende geführt. Diese wird unmittelbar zum Embryosack. Dieser dürfte schließlich achtkernig sein, sich also nach dem Lilium-Typus entwickelt haben, die Antipoden verschwinden aber sehr schnell. Die Polkerne bilden bald einen sekundären Embryosackkern. Nachdem ein

Embryosack diejenigen der beiden anderen Samenanlagen verdrängt und an Größe zugenommen hat, wächst sein antipodiales Ende als Haustorium in die Plazenta hinein.

7. Nach der Befruchtung bildet sich im Embryosack durch Teilung des sekundären Embryosackkerns ein im Haustorium gelegener hypertrophierter Haustorialkern und ein zweiter Kern, aus dem durch weitere Aufteilung und Zellbildung ein Nährgewebeapparat hervorgeht. Die befruchtete Eizelle dürfte sich zunächst nach Streckung und entsprechender Wandbildung zu einem Proembryo mit kugeligem, einzelligem Köpfchen und zweizelligem Suspensor entwickeln; letzterer geht aber bald zugrunde. Aus dem Köpfchen wird schließlich ein typischer Dikotylenembryo.

8. Gleichzeitig rollt sich das Perigon ein, und der Fruchtknoten schwillt stark an. Es entsteht eine Schließfrucht; ihre harte Schale umschließt ein Öl und Aleuron enthaltendes Endosperm und den Embryo. Der Blütenstiel bildet sich zur Zeit der Fruchtreife zu einem ölhaltigen Elaiosom um.

9. Kulturversuche bestätigten die bekannte Tatsache, daß die Samen nur dann keimen, wenn sie sofort nach der Reife ausgesät werden, und zwar im ersten und in den folgenden Jahren nach der Aussaat. Winterkälte wirkte fördernd auf die Keimung ein, vielleicht auch die Beigabe von Wirtspflanzen. Wirtsauswahl scheint Thesium montanum nicht zu treffen. Die Keimung erfolgt epigäisch im Mai. Die Entwicklung der Keimpflanze wurde verfolgt.

10. Es wurde der anatomische Bau von Stengel, Blatt, Wurzel und Wurzelstock der erwachsenen Pflanze untersucht.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Botanischen Institut der Thüringischen Landesuniversität zu Jena im Wintersemester 1929/30 begonnen und im Frühjahr 1932 beendet. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. O. Renner, der die Anregung zu dieser Arbeit gab, sage ich für die stetige Anteilnahme an meinen Untersuchungen und meiner Ausbildung herzlichsten Dank.

Literatur.

Baillon, H.: Traité du développement de la fleur et du fruit. I. Adansonia **9**, 2 (1868). — **Bary, A. de:** Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Handb. d. physiol. Bot. **3**. Leipzig 1877. — **Behm, M.:** Beiträge zur anatomischen Charakteristik der Santalaceen. Diss. Erlangen. Bot. Cbl. **62**, 65, 97, 129, 161, 193 (1895). — **Behrens, W. J.:** Die Nektarien der Blüten. Flora **62**, 2 (1879). — **Chatin, Ad.:** Anatomie comparée des végétaux, Plantes parasites. Paris 1892. — **Ewart, M. F.:** On the staminal hairs of Thesium. Ann. of Bot. **6**. — Ref.: Bot. Cbl. **53**, 249 (1893). Justs Bot. Jber. **20**, 1. Abt., 481 (1892). — **Fischer, H.:** Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner. Diss. Breslau 1890. — **Goebel, K.:** Organographie der Pflanzen, insbes. der Archegoniaten und Samenpflanzen. Jena. I. Teil, 2. Aufl.

1913 (3. Aufl. 1928), III. Teil, 2. Aufl. 1923. — **Guignard, L.:** Observations sur les Santalacées. Ann. des Sc. nat. (Bot.) 7. Sér. **2**, 181 (1885). — **Hegelmayer, F.:** Über die Orientirung des Keims im Angiospermensamen. Bot. Ztg. **53**, 143 (1895). — **Hegi, G.:** Illustrierte Flora von Mitteleuropa **3**, 151. München 1906. — **Heinricher, E.:** Notiz über die Keimung von Thesium. Ber. Dtsch. bot. Ges. **17** (247) (1899). — Methoden der Aufzucht und Kultur der parasitischen Samenpflanzen. In: Abderhalden, Handb. d. biol. Arbeitsmeth., Abt. XI, Teil 2, 295 (1921). — **Hieronymus, G.:** Santalaceae. In: Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien **3**, 202 (1889). — **Hofmeister, W.:** Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. Jb. f. wiss. Bot. **1**, 82 (1858). — Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. I. Dikotyledonen mit ursprünglich einzelligem, nur durch Zellteilung wachsendem Endosperm. Abh. sächs. Ges. Wiss. **6**, 535 (1859). — **Irmisch, Th.:** Kurze botanische Mittheilungen. 2. Keimpflanzen von Thesium montanum. Flora **36**, 522 (1853). — **Jönsson, B.:** Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna. Lunds Univ. Årsskr. **16**. — **Kerner von Marilaun, A.:** Pflanzenleben. 1. Aufl., 2 Bde. Leipzig und Wien 1887/1891. — **Leclerc du Sablon, M.:** Recherches sur les organes d'absorption des plantes parasites. Ann. des Sc. nat. (Bot.) 7. Sér. **6**, (1887). — **Linsbauer, K.:** Die Epidermis. In: Linsbauers Handb. d. Pflanzenanatomie **4**. Berlin 1930. — **Le Maout et Decaisne:** Traité général de botanique descriptive et analytique. Paris 1868. — **Modilewski, J.:** Die embryologische Entwicklung von Thesium intermedium L. Bull. Jard. Bot. Kieff., 1928, 65. — Ref.: Bot. Cbl. Neue Folge **14**, 392 (1929). — **Müller, L.:** Grundzüge einer vergleichenden Anatomie der Blumenblätter. Nova Acta Acad. Leop. Car. **59**, Nr. 1 (1893). — **Nägeli, C.:** Die Stärkekörner. Pflanzenphysiol. Unters., H. 2. Zürich 1858. — **Netolitzky, F.:** Anatomie der Angiospermensamen. In: Linsbauers Handb. d. Pflanzenanatomie **10**. Berlin 1926. — **Raciborski, M.:** Die Schutzvorrichtungen der Blütenknospen. Flora **81**, 151 (1895). — **Radlkofer, L.:** Neue Beobachtungen über Pflanzen mit durchsichtig punktirten Blättern und systematische Übersicht solcher. Sitz.-Ber. Münch. Akad. Math.-Phys. Cl. **16**, 299 (1886). — **Reiche, C.:** Über anatomische Veränderungen, welche in den Perianthkreisen der Blüten während der Entwicklung der Frucht vor sich gehen. Jb. f. wiss. Bot. **16**, 638 (1885). — **Schmid, E.:** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceae. Diss. Zürich. — Beih. z. Bot. Cbl. **20**, Abt. I, 175 (1906). — **Schnarf, K.:** Embryologie der Angiospermen. In: Linsbauers Handb. d. Pflanzenanatomie **10/2**. Berlin 1929. — **Schultz, F.:** Beobachtung über Ajuga genevensis, Thesium intermedium und das Verhältnis der Schmarotzer zur Nährpflanze. Flora **37**, 401 (1854). — **Sernander, R.:** Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar **41**, Nr. 7 (1906). — **Solereder, H.:** Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart 1899. — **Solms-Laubach, H., Graf zu:** Über den Bau und die Entwicklung der Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen. Jb. f. wiss. Bot. **6**, 509 (1868). — **Sperlich, A.:** Die Vegetationsorgane der Anthophyten. Organe besonderer physiologischer Dignität, A. Die Absorptionsorgane der parasitischen Samenpflanzen. In: Linsbauers Handb. der Pflanzenanatomie 9/2. Berlin 1925. — **Tieghem, Ph. van:** Anatomie de la fleur des Santalacées. Ann. des Sc. nat. (Bot.) 5. Sér **12**, 340 (1869). — **Tischler, G.:** Allgemeine Pflanzenkaryologie. In: Linsbauers Handb. d. Pflanzenanatomie **2**. Berlin 1921/22. — **Ulbrich, E.:** Biologie der Früchte und Samen (Karpobiologie). Berlin 1928. — **Warming, E.:** De l'ovule. Ann. des sc. nat. (Bot.) 6. Sér **5**, 175 (1878).

Druck von Ant. Kämpfe in Jena

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Pflanzensoziologie

Eine Reihe vegetationskundlicher Gebietsmonographien

Herausgegeben von der

Staatlichen Stelle für Naturdenkmalpflege in Preußen

Soeben erschien:

Band II

Vegetationskunde der Karawanken

Bearbeitet von

Erwin Aichinger
Forstmeister in Klagenfurt

XIII, 329 S. gr. 8° 1933 Rmk 17.—, geb. 18.50

Inhalt: Allgemeiner Teil: Geographischer und klimatischer Überblick. / Methodik und Terminologie. / Bemerkungen zu den Assoziationstabellen. / Spezieller Teil: / Die Pflanzengesellschaften der Karawanken. 1. Basiphile Felsspaltengesellschaften. 2. Kalk- und Dolomitschutt-Gesellschaften. 3. Schneebodengesellschaften 4. Ruderalvegetation. 5. Vegetation betretener Wege. 7. Quellfloren. 7. Wiesen. 8. Hochstaudengesellschaften. 9. Strauchgesellschaften. 10. Wälder und Calluna-Heiden. / Zusammenfassung. Schlüssel zum Bestimmen der Assoziationen. Literaturverzeichnis.

Diese Monographie ist das Ergebnis langjähriger Beobachtungen und Untersuchungen in einem der pflanzenreichsten Gebiete der Ostalpen, das der Verfasser als Pflanzensoziologe und praktisch tätiger Forstmann in zehnjähriger Arbeit durchforscht hat.

Besonderes Gewicht legte er auf die Schilderung der bisher aus den Ostalpen weniger gut bekannten oder an dieser Stelle neu beschriebenen Pflanzengesellschaften, ebenso denjenigen, denen eine erhöhte wirtschaftliche Bedeutung zukommt. So sind vor allem die Wiesen- und Waldpflanzengesellschaften eingehender behandlt worden. Als praktisch tätiger Forstmann hat der Verfasser überall den Wert der Pflanzensoziologie für die Wirtschaft stark zu betonen versucht. Die Karawanken-Monographie wendet sich deshalb nicht nur an den Botaniker, sondern ebensosehr an den Forstmann und an den Landwirt, sowie an den Kulturtechniker.

Früher erschien:

Band I

Vegetationskunde von Ostpreußen. Von Dr. **H. Steffen,** Allenstein. Mit 67 Abbildungen im Text. XIV, 406 S. gr. 8° 1931 Rmk 22.—, geb. 24.— *(abzüglich 10% lt 4. Notverordnung)*

Als weitere Bände sind vorgesehen:

Vegetationskunde von Brandenburg, bearbeitet von Dr. Kurt Hueck und Dr. Friedrich Markgraf.

Vegetationskunde des nordwestdeutschen Tieflandes und der nordwestdeutschen Mittelgebirge, bearbeitet von Dr. Tüxen.

Vegetationskunde des Harzes, bearbeitet von Dr. Tüxen und W. Libbert.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Die Stoffproduktion der Pflanzen

Von

Dr. P. Boysen Jensen
o. Prof. der Pflanzenphysiologie an der Universität Kopenhagen

Mit 43 Abbildungen im Text

VI, 108 S. gr. 8° 1932 Rmk 4.50

Inhalt: I. Produktionsfaktoren. / II. Die Analyse der Stoffproduktion. / III. Die Analyse der Stoffproduktion, wenn Wasser und edaphische Faktoren in optimaler Menge vorhanden sind. a) Die Stoffproduktion der Einzelpflanze. 1. Stoffproduktion der Einzelpflanze mit konstantem Blattareal. 2. Stoffproduktion bei Einzelpflanzen mit veränderlichem Blattareal. b) Analyse der Stoffproduktion in Pflanzenassoziation. 1. Die Assimilationssysteme. 2. Die Bruttoproduktion in Pflanzenassoziation als Funktion der Beleuchtungsstärke. 3. Analyse der Stoffproduktion bei älteren Einzelpflanzen und in Pflanzenassoziationen: Die Stoffproduktion im Walde. Die Stoffproduktion in einem Bestande von einjährigen Pflanzen. Die maximale Ausbeute der Stoffproduktion. / IV. Der Einfluß des Wassers auf die Stoffproduktion. 1. Die Bedeutung der Öffnungsweite der Stomata für die CO_2-Assimilation. 2. Die Öffnungsweite der Stomata bei Waldbäumen. / V. Die Beziehung zwischen Stoffproduktion und edaphischen Faktoren. / VI. Die Beziehung zwischen Stoffproduktion und pathologischen Faktoren.

Die Arbeit bildet eine zusammenfassende Darstellung einer Reihe von Untersuchungen über Stoffproduktion, die der Verfasser seit 1910 veröffentlicht hat. Die Untersuchungen bilden einen Versuch, den Schwerpunkt der Lehre von der Stoffproduktion der Pflanzen in die CO_2-Assimilation der Blätter zu verlegen.

Der Verfasser glaubt, daß das von ihm vorgeschlagene Verfahren praktisch durchführbar ist. In seinen Untersuchungen über die Stoffproduktion im Walde hat sich gezeigt, daß man in diesem Falle, wo doch die Bestimmungen besonders schwierig sind, praktisch brauchbare Zahlen erhalten kann, und in dieser Weise wird es möglich sein, einen tieferen Einblick in die Arbeitsweise der Pflanzen und Pflanzenassoziationen zu gewinnen. Das Buch enthält noch verschiedene Versuchsergebnisse, die nicht anderswo veröffentlicht sind, z. B. über den Einfluß des Lichtes auf die Kohlensäureassimilation in Assimilationssystemen und über den Einfluß der Öffnungsweite der Stomata auf die Assimilationsintensität.

Berichte über d. ges. Biologie. A. Bd. 24 (1933), 1/2: Es ist sehr zu begrüßen, daß der Verfasser seine und Detlev Müllers langjährige Untersuchungen über die Stoffproduktion des Pflanzenreichs, deren Schwerpunkt er mit Recht in die Assimilation des Kohlendioxyds verlegt, in Buchform zusammengefaßt hat. Wir gewinnen derart einen raschen und klaren Einblick in die originellen Untersuchungsmethoden und in die rechnerische Auswertung des reichen Zahlenmaterials. . . . An Anregungen fehlt es im ganzen Buche nicht. Hierin liegt neben der reichen Fülle exakt gewonnener Tatsachen und der Einheitlichkeit des gedanklichen Aufbaues sein hoher Wert. Sperlich, Innsbruck.

Fortschritte d. Landwirtschaft. 1933, Nr. 3: . . . Die Ergebnisse der Studien, die noch weiter ausgedehnt werden sollen, versprechen interessante Schlüsse für die Arbeitsweise von Pflanzenassoziationen und u. a. auch für die Beurteilung forstlicher Kulturformen. Das Buch erfreut sich einer klaren Darstellung und ist gut mit übersichtlichen Kurvenbildern und Tabellen ausgestattet. v. Berg.